

# **Vývoj společenstva zooplanktonu v nově vytvořených tůních**

## **Zooplankton community development in newly created pools**

**Diplomová práce**

Září 2010



**Daniel Vondrák**

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Katedra ekologie  
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Prohlašuji, že tato práce byla vypracována samostatně na základě uvedené literatury a jiných citovaných pramenů. Svoluji k jejímu zapůjčení s tím, že veškeré informace budou řádně citovány.

V Praze dne 1. září 2010

Daniel Vondrák

## Poděkování

Během posledních čtyř let, kdy postupně vznikaly zárodky této práce, mi prostřednictvím dobrých rad a nabídnutých pomocných rukou pomohlo mnoho pedagogů, studentů a především přátel, kterým bych zde chtěl poděkovat.

Velký dík patří především mému školiteli dr. Martinovi Černému, pod jehož podnětným vedením práce vznikala. Z pedagogů mateřské katedry ekologie bych rovněž velmi rád poděkoval dr. Janu Fottovi, který mne mnohokrát dobrou radou vyvedl ze slepých uliček a se kterým jsem dlouhodobě konzultoval determinaci některých záludných taxonů.

S problematikou determinace zooplanktonu a především vířníků mi s velkou ochotou pomáhali také dr. Ivo Příklad a dr. Miloslav Devetter. Za nasměrování v oblasti mnohorozměrných analýz bych rád poděkoval doc. Petru Šmilauerovi.

Speciální poděkování patří mému kolegovi Jiřímu Hotovému, se kterým jsme po několik let společně prováděli terénní měření a odběry, jejichž výsledky jsou prezentovány v této práci. Mimo jiné mě svými připomínkami zásadní měrou pomohl i při psaní této práce.

Za častou pomoc vděčím neméně Petru Janu Juračkovi, který mi společně s Michalem Šorfem laskavě poskytl část svých dat o výskytu zooplanktonních organismů na území Kokořínska.

Dále děkuji Veronice Kraslové, Jakubu Dobiášovi, Martině Sailerové a Martinu Krajíčkovi za podpoření při terénních odběrech, Zuzaně Lulayové za vytvoření map v GIS a Barboře Bendové za jazykovou korekturu práce.

Poděkování rovněž patří správě CHKO Kokořínsko a institucím, z jejichž grantů byla práce finančně podpořena (grant Ministerstva školství - projekt MSM0021620828 a EuroCORES/EuroDiversity projekt BIOPOOL podpořený GA ČR DIV/06/E007).

Zvláštní poděkování bych chtěl věnovat také svým rodičům za jejich velkou podporu během mého studia.

# Obsah

<b>Abstrakt/Abstract.....</b>	<b>5</b>
<b>1. Úvod.....</b>	<b>8</b>
1.1 Tůňe jako prostředí pro život zooplanktonních organismů.....	8
1.2 Disperze a kolonizace nových habitatů.....	11
1.3 Cíle a hypotézy.....	13
<b>2. Materiál a metodika .....</b>	<b>15</b>
2.1 Lokalita a terénní odběry.....	15
2.2 Zpracování a determinace vzorků zooplanktonu.....	18
2.3 Statistické zpracování experimentálních dat .....	19
<b>3. Výsledky .....</b>	<b>21</b>
3.1 Kolonizace a vývoj společenstva zooplanktonu u tůní v periodické podobě.....	21
3.2 Kolonizace a vývoj společenstva zooplanktonu u tůní v permanentní podobě.....	24
3.3 Vliv sledovaných faktorů na společenstvo v permanentních tůních .....	28
<b>4. Diskuse.....</b>	<b>33</b>
4.1 Kolonizace nově vytvořených tůní zooplanktonem .....	33
4.2 Význam lokálních faktorů pro vývoj společenstva zooplanktonu .....	39
4.3 Nález vířníka <i>Resticula gelida</i> (Harring et Myers, 1922) .....	42
<b>5. Závěr.....</b>	<b>44</b>
<b>Seznam citované literatury .....</b>	<b>46</b>
<b>Seznam příloh .....</b>	<b>53</b>
<b>Přílohy .....</b>	<b>54</b>



## Abstrakt

Otázka míry vlivu lokálních a regionálních faktorů na vývoj společenstva je jedním ze základních témat současné ekologie. Práce založené na studiu nově vytvořených akvatických habitatů nám mohou pomoci těmto procesům lépe porozumět.

Cílem této práce bylo sledování rychlostí kolonizace a vývoje složení společenstva zooplanktonu u souboru 20 nově vytvořených periodických tůní na území CHKO Kokořínsko. Tento region je charakteristický výskytem zahloubených údolí, extenzivním využíváním, malým ovlivněním lidskou činností, nízkou migrační aktivitou vodního ptactva a téměř úplnou absencí velkých vodních ploch. Sledované periodické tůně byly po skončení první hydroperiody dále přebudovány do permanentní podoby.

Oproti očekávání jsme jak u periodických tak u permanentních tůní pozorovali okamžitou kolonizaci oběma hlavními skupinami zooplanktonu (koryši a vířníky), avšak pouze vířníci (Rotifera) byly schopni úspěšně založit životaschopné populace. Naproti tomu perloočky (Crustacea: Cladocera) a klanonožce (Crustacea: Copepoda) jsme pozorovali jen vzácně a obvykle jen v nízkých abundancích ( $< 1 \text{ ind}^{-1}$ ). 10 měsíců po naplnění permanentních tůní byl zaznamenán též jediný zástupce lasturnatek, druh *Notodromas monacha* (Crustacea: Ostracoda).

V průběhu 8 měsíců existence periodických tůní jsme celkově zaznamenali přítomnost pouze 1 druhu perloočky, 1 druhu buchanky a 12 taxonů vířníků, mezi kterými byl i vzácný druh *Reticula gelida*. U tůní permanentních bylo za dobu úvodních 17 měsíců vývoje společenstva nalezeno celkem 37 druhů zooplanktonních organismů, jež představovaly 54 % všech druhů, které byly nalezeny v nejbližším okolí lokality (okruh do 3 km). Průměrný počet druhů nalezených v tomto období u každé z tůní činil 1,5 u Cladocera, 0,6 u Cyclopoida, 0,7 u Ostracoda a 13,3 u Rotifera. Na základě toho usuzujeme, že pozorované rychlosti kolonizace byly srovnatelné s rychlostmi zjištěnými v nížinných oblastech Belgie a Španělska (NP Doñana), kde jsou vodní bezobratlí běžně přenášeni migrujícími vodními ptáky.

Hodnoty o výskytu druhů a jejich abundancí byly společně s 13 proměnnými prostředí využity pro redundanční analýzu (RDA). Nejvýznamnějšími z těchto proměnných byly koncentrace chlorofylu *a*, poloha tůně (severo-jihní gradient), abundance koretry *Chaoborus crystallinus* a procentické nasycení kyslíkem, což dokládá skutečnost, že vývoj společenstva v nově vytvořených tůních je podmíněn jak biotickými (predace, kompetice, efekt priority) tak abiotickými lokálními faktory.

Tato práce byla provedena jako součást mezinárodního projektu BIOPOOL v rámci programů ESF EuroCores/EuroDIVERSITY.

Klíčová slova: Zooplankton, kolonizace, disperze, vývoj společenstva, lokální vs. regionální faktory, nový habitat, tůň.

## Abstract

The relative importance of local and regional factors to community build-up is a core issue in contemporary ecology. Studies based on research of newly created aquatic habitats may improve understanding of these processes.

We monitored zooplankton colonization rates and community assemblage in 20 newly dug and isolated temporary pools in Kokořínsko Protected Landscape Area. The region is characterised by deep stream valleys, extensive land use, low human influence, low waterfowl migration activity and practically absence of large water bodies. After the first hyproperiod all temporary pools were rebuilt to a permanent form.

In contrast to expectations, in both cases we observed immediate colonization of newly created habitats by two main groups of zooplankton (crustaceans and rotifers), but only rotifers (Rotifera) were capable of fast successful establishment of viable populations. Cladocerans (Crustacea: Cladocera) and copepods (Crustacea: Copepoda) were observed rarely and usually in low abundances ( $< 1 \text{ ind}^{-1}$ ). 10 months after the filling of permanent pools one ostracod species (Crustacea: Ostracoda), *Notodromas monacha*, was recorded as well.

During the 8 months of temporary pools existence the presence of 1 cladoceran and 1 cyclopoid copepod species and 12 rotifer taxa was recorded, including *Resticula gelida* that is rare in Czech rotifer fauna. In total, 37 different species were found during first 17 months of community build-up in permanent pools, representing 54 % of the total species richness observed in zooplankton communities in five water bodies in the immediate neighborhood (within 3 km) of the locality. During this period, an average of 1.5 cladoceran, 0.6 cyclopoid copepod, 0.7 ostracod and 13,3 rotifer species colonized each pool. Based on these results, detected colonization rates are comparable to colonization rates documented in lowlands of

Belgium and Spain (Doñana National Park), where dispersal of aquatic invertebrates by migratory waterfowl is common.

In Redundancy analysis (RDA), species-abundance data for zooplankton were related to 13 measured environmental variables. Concentration of chlorophyll *a*, position of pool (north-south gradient), abundance of phantom midge *Chaoborus crystallinus* and percentage saturation of dissolved oxygen, were identified as the most important ones ( $P < 0,01$ ). It shows that the community build-up in new created pools is controlled by both biotic (predation, competition, priority effect) and abiotic factors.

This study is a part of international project BIOPOOL within the framework of EFS programme EuroCores/EuroDIVERSITY.

Keywords: Zooplankton, colonization, dispersal, community build-up, local vs. regional factors, new habitat, pool.

# 1. Úvod

## 1.1 Tůň jako prostředí pro život zooplanktonních organismů

Ekologickému výzkumu tůní a dalších typů malých lentických vod se dostalo větší pozornosti především až v posledních 15 letech. V současné době se tento zájem stále stupňuje. Tůně představují zajímavé prostředí typu patch s často efemérním charakterem a silnou limitací nejrůznějšími podmínkami prostředí. Výhodou tůní jako systémů pro studium ekologických vztahů je jejich malá velikost, relativní početnost, dobře definované hranice a relativní jednoduchost potravních sítí. Díky tomu lze jimi snadno manipulovat a replikovat je (Blaustein & Schwartz 2001).

Z uvedených důvodů jsou tůně velmi vhodným modelovým prostředím pro studium dynamiky metapopulací (Allen 2007, Cottenie et al. 2003, Cottenie & De Meester 2004, Leibold 2004, Van de Meutter et al. 2007, Urban et al. 2008, Vanschoenwinkel et al. 2007) či v biogeografickém kontextu pro studium šíření některých organismů z glaciálních refugií po skončení posledního zalednění (např. Stemberger 1995). Představují rovněž důležité biotopy pro život a vývoj některých organismů významných z hlediska ochrany lidského zdraví (původců onemocnění a jejich vektorů), které však zároveň hostí unikátní adaptovaná společenstva s mnoha chráněnými druhy (Blaustein & Schwartz 2001, Williams 2006). Dalším z důvodů zvyšujícího se zájmu o jejich výzkum je fenomén úbytku tůní z kulturní krajiny v návaznosti na lidskou činnost (Williams 2006). Celosvětový význam mokřadů, tedy typu krajiny charakterizované výskytem tůní, a nutnost jejich ochrany podtrhuje vznik Ramsarské úmluvy (The Convention on Wetlands, Ramsar, Iran, 1971), jejíž signatářské státy se zavázaly k zachování a udržitelnému využívání mokřadů mezinárodního významu nacházejících se na jejich území.

Termínem „tůň“ (ang. pool, pond) se v literatuře označuje široká škála malých, mělkých sladkovodních lentických biotopů. Horní i dolní hranice velikosti tůní není přesně vymezena, obvykle se však jedná o vodní tělesa s plochou pohybující se v rozmezí od několika m<sup>2</sup> do několika stovek m<sup>2</sup>. Jejich hloubka pak většinou nepřesahuje 2 m. Nalézáme je v mnoha podobách široce rozšířeny po celém světě napříč všemi podnebnými pásy (Williams 2006). Nabízejí velké množství různorodých podmínek pro život organismů, což je dáno především rozdíly v jejich velikosti, zeměpisné poloze, původu, izolovanosti, hydrologii a dalších charakteristikách (Colburn 2004).

Jedním z nejběžnějších typů přirozeně vytvářených tůní vyskytujících se na našem území jsou tzv. tůně poříční. Jejich funkčně blízkou obdobou byly ve své prvotní podobě i námi vytvořené nádrže sledované v rámci této práce (viz kapitola 2.1). Vznik poříčních tůní je spojený s činností toku v nivě. Jde buď o zatopené deprese vytvořené prostřednictvím vodní eroze při zaplavení nivy či o pozůstatky vedlejších ramen toku. Jako tůně v užším slova smyslu (ang. pools) jsou někdy vnímána jen ta z těchto vodních těles, která mají přibližně kruhový charakter. Od nich jsou odlišovány tůně, u nichž délka několikanásobně převyšuje šířku, neboť vyplňují nejhlubší části starých meandrů (ang. oxbow lakes) nebo úseky vedlejších ramen toku, která jsou průtočná jen v době povodní (česky též smuhy). Vyjma případů záplav, kdy dochází k vylévání z koryta, nejsou tůně s tokem obvykle přímo spojeny. K syčení vodou u nich dochází, vedle přísunu z atmosférických srážek či ze záplavové vody, díky infiltraci skrze říční sedimenty (Pithart et al. 2007, Williams 2006).

Z mnoha gradientů ovlivňujících život v tůních zmiňují jen tři, které považujeme za významné ve vztahu k této práci. Klíčovou charakteristikou všech tůní, která mimo jiné ovlivňuje druhové bohatství, je míra jejich schopnosti dlouhodobě udržet vodu (Fahd et al. 2000, Porst & Irvine 2009, Ripley & Simovich 2009). Z tohoto hlediska dělíme tůně na permanentní (též trvalé) a periodické (též občasně, astatické). Permanentní tůně zůstávají naplněné celoročně (tůně permanentní eustatické), případně vysychají jen v některých letech (tůně permanentní astatické, nebo též semipermanentní). Periodické tůně se oproti tomu pravidelně naplňují vodou jen po určitou část roku, přičemž bývají dále specifikovány dle období jejich maximálního zatopení. Poříční tůně často patří mezi tzv. tůně jarní (ang. vernal pools, spring pools) (Colburn 2004, Williams 2006). Délka období vyschnutí může být různě dlouhá a v některých případech dochází k zatopení pouze jednou za několik let (Williams 2006). Zbývající dvě charakteristiky jsou pro poříční tůně příznačné díky jejich sepnutí s biotopem lužního lesa. Jedná se o míru zastínění, která má vliv na diurnální výkyvy teplot způsobené malou tepelnou kapacitou těchto malých vodních těles, a o míru kumulace listového opadu na dně tůní, díky jehož rozkladu dochází ke vzniku anaerobních podmínek (Colburn 2004, Pithart et al. 2007).

Tůně slouží jako habitaty pro velké množství organismů, z nichž některé jsou adaptované právě na specifické životní podmínky těchto biotopů a nikde jinde se nevyskytují. Velmi nápadné adaptace nalézáme především u taxonů specializovaných na život v periodických tůních, zvláště pokud jejich dospělci nemají na období pravidelného vyschnutí možnost aktivního opuštění vodního prostředí, jako tomu je u mnoha zástupců hmyzu (Colburn 2004). Tyto organismy pak využívají dormance, stavu pozastaveného vývoje, který

se projevuje buď jako strnulost a je bezprostřední odpovědí na limitující faktor nebo jako diapauza, tedy úplné přerušení vývoje, které již není kontrolováno přímo faktory prostředí a předchází počátku zhoršení životních podmínek (Brendonck 1996).

Většina koryšů (Notostraca, Anostraca, Conchostraca, Cladocera, Ostracoda, Calanoida), kteří patří mezi druhově nejpočetnější trvalé obyvatele těchto vod, přežívá období vyschnutí v diapause díky produkci tzv. trvalých vajíček (ang. resting eggs, cysts), embrií s vývojem pozastaveným v časném stádiu rýhování, jež jsou umístěna v odolných obalech zajišťujících mechanickou ochranu a zabraňujících vyschnutí (Brendonck 1996, De Stasio 2004, Rossi et al. 2004). Trvalá vajíčka se akumulují na dně nádrží a vytváří tak tzv. banku trvalých vajíček (ang. egg bank, cyst bank), ze které se líhnou až při některém z následujících zaplavení tůní (Brendonck & De Meester 2003, De Stasio 1989). Tato strategie snižující riziko extinkce populace při možném vylíhnutí v nepříznivých podmínkách se nazývá bet-hedging (např. Saiah & Perrin 1990). Schopnost líhnout si v tomto stavu mohou trvalá vajíčka udržet i po desítky až stovky let (např. Hairston et al. 1995, Mergeay et al. 2007). Naopak buchanky (Cyclopoida) přežívají období vyschnutí jen ve stavu strnulosti jako dospělci (Næss & Nilssen 1991) či častěji jako určité instary kopepoditových stádií (Dahms 1995). Přežívání dospělých jedinců je známo též u lasturnatek (Ostracoda), které jsou ochráněny odolnou chitinovou schránkou vyztuženou uhličitanem vápenatým (Williams 2006). U vířníků (Rotifera) ze skupiny Monogononta nalézáme vedle tvorby trvalých vajíček též vytváření funkčně obdobných amiktických diapauzních vajíček (ang. amictic diapausing eggs), která vznikají jako produkt partenogeneze, a tudíž nejsou oplodněna (Schröder 2005).

Důsledkem vysychání tůní, stejně jako relativně častých výkyvů v koncentracích rozpuštěného kyslíku, bývá absence ryb (Colburn 2004, Williams 2006). Díky té je zooplankton ovlivňován především bezobratlými predátory a ve společenstvu jsou hojně zastoupeny i velké druhy koryšů (Colburn 2004, Cole 1966).

## 1.2 Disperze a kolonizace nových habitatů

Disperze (ang. dispersal) je proces jednosměrného šíření organismů ze zdrojových lokalit, který jim umožňuje dosáhnout nových habitatů (Bilton et al. 2001). Druhy obývající tůně často vytváří pomyslné metapopulace, délka jejichž existence závisí na rychlosti extinkce jednotlivých subpopulací obývajících dříve kolonizované tůně a na rychlosti kolonizace tůní dosud neosídlených (Leibold 2004). Rychlost kolonizace rovněž ovlivňuje intenzitu předávání genů mezi jednotlivými subpopulacemi (tzv. genový tok). Důvodem disperze se snaha obsadit nové, popř. výhodnější lokality, na kterých jsou pro daný druh méně limitované podmínky (je zde např. více potravních zdrojů, nižší predanční tlak a kompetice, nižší riziko kontaktu s patogeny a parazity, nižší stupeň inbreedingu). Ve většině případů však disperze nekončí úspěšnou kolonizací (Bilton et al. 2001).

Disperze je uskutečňována prostřednictvím širokého spektra disperzních stádií. Může jít jak o živé jedince, tak o různé propagule, tedy odolná stádia, která dokáží lépe čelit nepříznivým podmínkám mimo vodní prostředí. Díky svým adaptacím jsou pro disperzi velmi výhodná dormantní stádia vodních bezobratlých. V případě kolonizace zprostředkované trvalými vajíčky u časově oddělených populací (De Meester et al. 2002) může být na diapauzu nahlíženo jako na disperzi v čase (Bilton et al. 2001, Hairston 1998).

Pohyb disperzních stádií zooplanktonu může být uskutečňován na různě velkých vzdálenostech. Vedle disperze na krátkou vzdálenost (ang. short-distance dispersal), která je považována za dominantní (Brendock a Riddoch 2009, Vanschoenwinkel et al. 2009), je v některých případech dokládána i disperze dálková (ang. long-distance dispersal) (např. De Meester et al. 2002, Havel et al. 2000, Louette & De Meester 2004). Samotné druhy můžeme hodnotit dle tzv. disperzního potenciálu (ang. potential for dispersal nebo dispersal capacity), tedy schopnosti transportovat své propagule (Bohonak & Jenkins 2003, Cáceres & Soluk 2002, Louette & De Meester 2005, Vanschoenwinkel et al. 2009).

Úspěšnou kolonizaci nového habitatu typu tůně určitým druhem předchází několik kroků. Druh nejprve musí disperzí nového habitatu dosáhnout, což je závislé na jeho disperzní kapacitě a na jeho regionální abundanci. Proto jak druh s dobrou schopností šíření, který je vzácný, tak druh běžný, ale s nízkým disperzním potenciálem, nebudou pravděpodobně patřit mezi úspěšné kolonizátory. Avšak ani samotné dosáhnutí nového habitatu není zárukou úspěšné kolonizace. Ta závisí též na lokálních biotických a abiotických faktorech. Z biologických faktorů jde především o interakce s případnými predátory, kompetitory či parazity (Louette et al. 2008). Z těchto důvodů u starších tůní s již vyvinutým společenstvem

(Shurin 2000) a u tůní silně ovlivněných efektem priority (De Meester et al. 2002) dochází jen k malému počtu úspěšných kolonizačních událostí. V reálních podmínkách však většina druhů nevyvíká dobrým disperzním potenciálem a zároveň dobrými kompetičními schopnostmi. Např. u tzv. druhů pionýrských je maximalizována jejich disperzní schopnost na úkor kompetiční úspěšnosti (Bilton et al. 2001).

S výjimkou hmyzu je většina planktonních bezobratlých odkázána především na pasivní disperzi, zprostředkovanou abiotickými či biotickými vektory (Bilton a kol. 2001). Abiotickými vektory jsou především vítr (Brendock & Riddoch 1999, Cáceres & Soluk 2002, Jenkins & Underwood 1998, Vanschoenwinkel et al. 2008b, 2008c, 2009) a déšť (Cohen & Shurin 2003). Biotické vektory představuje široká škála živočichů. Podle toho, zda jsou disperzní stádia přenášena na povrchu těla těchto vektorů nebo zda během disperze procházejí jejich trávicím traktem, rozlišujeme disperzi na ektozoochorii a endozoochorii. Ektozoochorie je dokládána především u ptáků (Figuerola & Green 2002, Figuerola et al. 2005, Frisch et al. 2007), ale též u hmyzu (Van de Meutter et al. 2008) či velkých savců (Vanschoenwinkel et al. 2008a). Endozoochorie byla nejintenzivněji studována u ptáků (Figuerola et al. 2005, Frisch et al. 2007), ale známa je rovněž u obojživelníků (Bohonak & Whiteman 1999, Vanschoenwinkel et al. 2008c) a velkých savců (Vanschoenwinkel et al. 2008a). Význam abiotických a biotických vektorů se liší dle typu krajiny a přítomnosti konkrétních živočišných vektorů (Figuerola et al. 2005). Velmi významným biotickým vektorem je rovněž člověk a jeho činnost (např. Havel & Shurin 2004, Waterkeyn et al. 2010).

Méně častá aktivní disperze zooplanktonu byla pozorována v případě osidlování poříčních tůní v průběhu povodní (Frisch & Threlkeld 2005, Medley & Havel 2007).



### 1.3 Cíle a hypotézy

Otázky spojené se schopností organismů šířit se v krajině stejně jako otázky spojené s mechanismy určujícími počátek vývoje společenstva jsou jedněmi ze základních témat současné ekologie. Jako velmi výhodný model pro testování s nimi spojených hypotéz se ukázala být společenstva zooplanktonu osidlující nově vytvořené malé vodní nádrže typu tůní.

Většina dosud publikovaných prací byla zaměřena na sledování těchto procesů v krajině s velkým potenciálem pro šíření disperzních stádií cílových organismů (např. Louette & De Meester 2004, Frisch & Green 2007). Tyto lokality se vyznačovaly dostatkem lentických vod v okolí, které z hlediska kolonizujících organismů fungovaly jako zdrojové nádrže, otevřeným terénem a intenzivní přítomností vodního ptactva. Sledovány byly často jen vybrané skupiny zooplanktonu (nejčastěji Cladocera), a to po dobu obvykle nepřesahující jeden rok. Předkládaná práce je věnována kolonizaci tůní a vývoji jejich společenstva v kontrastních podmínkách, které měly šíření organismů naopak znesnadňovat.

Z těchto důvodů bylo pro umístění experimentálních tůní zvoleno území CHKO Kokořínsko, které se vyznačuje členitou morfologií terénu, velmi malým počtem větších stojatých vod, a tedy i nízkou atraktivitou pro vodní ptáky jako potenciální vektory disperzních stádií. Stanoveným cílem bylo v rámci daného typu krajiny sledovat vývoj společenstva planktonních organismů v nově vytvořených tůních prostřednictvím zástupců všech hlavních skupin zooplanktonu (Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Rotifera) a v souběžně řešené práci též prostřednictvím zástupců fytoplanktonu (Hrušková 2010). Testovanou hypotézou byl předpoklad, že v těchto podmínkách bude disperze a tedy i kolonizace nových habitatů pomalejší. V rámci zooplanktonu byly jako další z cílů stanoveny srovnání rychlosti kolonizace tůní mezi výše zmíněnými čtyřmi skupinami a zhodnocení významu lokálních (gradienty podmínek v tůních) a regionálních faktorů (složení species pool) na vytváření nového společenstva.

Tyto procesy ustanovující společenstvo byly studovány na souboru dvaceti stejně starých a stejně velkých nově vytvořených tůní, a to jednak v jejich přirozené periodické a později v permanentní podobě. Předkládány jsou výsledky získané při sledování tůní periodických v období první hydroperiody a výsledky získané při sledování tůní permanentních za dobu úvodních 17 měsíců od vytvoření.

Naše poznatky by měly přispět k lepšímu poznání ekologie malých vodních ploch a tím i ke zefektivnění jejich ochrany. Práce je součástí mezinárodního projektu BIOPOOL, jehož cílem je testování ústředních hypotéz představovaných dopady disperze, kolonizace

a efektu priority na vytváření společenstva a jejich konsekvence pro fungování ekosystému (ESF EuroDiversity/EuroCORES – BIOPOOL: Connectivity, dispersal and priority effects as drivers of biodiversity and ecosystem function in pond and pool communities).

## 2. Materiál a metodika

### 2.1 Lokalita a terénní odběry

Ve spolupráci s CHKO Kokořínsko jsme nechali vytvořit 20 tůní za účelem sledování jejich kolonizace planktonními organismy (práce provedla firma NaturaServis s. r. o., Hradec Králové). Tyto tůně zároveň vznikly jako součást rozsáhlé sítě tůní, sloužící na území CHKO k podpoře populací obojživelníků.

Studovaná lokalita se nachází mezi obcemi Tupadly a Želízy na území PR Mokřady dolní Liběchovky (50° 26' 16" N, 14° 28' 18" E; 193 m n. m.) v nivě zahloubeného údolí stejnojmenného toku. Zdejší soustava mokřadů se v roce 1997 stala součástí nově vyhlášené mezinárodně významné lokality Mokřady Liběchovky a Pšovky chráněné Ramsarskou úmluvou o ochraně mokřadů mezinárodního významu.

Liběchovka je pravostranným přítokem Labe o délce 25,1 km a ploše povodí 157 km<sup>2</sup>. Území CHKO Kokořínsko se vyznačuje velmi malou hustotou říční sítě a malým počtem vodních nádrží, které by svou rozlohou přesahovaly 1 ha plochy. V samotném povodí Liběchovky této velikosti dosahují pouze tři nádrže, Rozprechtický rybník, rybník v Boží vodě a Černý rybník. Posledně jmenovaná nádrž, jež je plošně největší (2,15 ha), se nachází již za hranicí CHKO.

V okruhu do 3 km od lokality se nachází jen pět menších lentických biotopů s plochou od 6 do 2400 m<sup>2</sup> (obr.I - 1), vybudovaných rovněž za účelem ochrany obojživelníků. U každé z těchto tůní byla mezi roky 2005 – 2009, v rámci jiné dílčí studie zaštitěné projektem BIOPOOL, monitorována diverzita všech hlavních skupin zooplanktonu - Rotifera (Šorf, nepublikováno), Cladocera, Ostracoda a Copepoda (Juračka, nepublikováno).

Tůně jsou umístěny na prostoru louky ležící na levém břehu Liběchovky, která je oklopena zbytky původního lužního lesa. Jelikož se v recentní době na tomto místě nenacházel žádný lentický habitat, předpokládali jsme v zemině absenci banky trvalých vajíček planktonních organismů. Z důvodu neexistence volného propojení mezi tůněmi a Liběchovkou a mezi tůněmi navzájem jsme rovněž očekávali, že se kolonizující organismy budou šířit výhradně vzduchem či prostřednictvím živočišných vektorů (zoochorií).

Experimentální tůně vznikly vybagrováním zeminy v průběhu července a srpna 2006. Dokončeny byly závěrečnou úpravou sklonu břehů 21. srpna 2006. Jde o pravidelné

prohlubeniny s kruhovým obvodem, průměrem při povrchu 5 m, průměrem při dně 2 m a hloubkou 1,5 m (obr. I – 2, římské číslování odpovídá přílohám). Za dobu následujících tří měsíců se některé z tůní naplnily deštěm a podzemní vodou do té míry, že mohlo být přistoupeno k prvním odběrům planktonu a měření vybraných chemicko-fyzikálních parametrů. Odběry tůní probíhaly od listopadu 2006, a to ve zhruba třítydenní periodě až do jejich úplného vyschnutí v květnu 2007.

V červenci 2007 byla dna vyschlých tůní pomocí hydroizolačních fólií (Hobyfol) přeměněna na nepropustná (obr. I – 3). Naplnění do výšky vodního sloupce 60 cm jsme provedli 23.7.2007 přečerpáním vody z blízké Liběchovky za filtrace přes 40 µm planktonní síť.

Vedle řešení problematiky popisované v této diplomové práci byly tůně též paralelně využity pro sledování kolonizace na vnitrodruhové úrovni. Za tímto účelem bylo 27.7.2007 do každé z 10 vybraných, nově vytvořených permanentních tůní inokulováno 100 adultních samic perloočky *Daphnia curvirostris* v předem definovaném poměru klonů. Tyto klony pocházely z okolních lokalit na Kokořínsku. Schéma inokulace je patrné na obr. V – 1.

Během první fáze s přirozeným dnem měly tedy tůně charakter periodický a během fáze druhé charakter permanentní. Vývoj společenstva u tůní v permanentní podobě byl opět sledován ve zhruba třítydenním intervalu až do srpna 2009 a v delších intervalech je sledován až doposud.

Jednotlivé odběry byly prováděny dle vzorkovacího protokolu projektu MANSCAPE (Hampel & Declerck 2003, nepublikováno), modifikovaného vzhledem k drobným rozměrům našich tůní.

Během odběrů byl vždy dodržen stejný postup. Z každé tůně byl nejprve za využití trubicového odběráku (délka 1,5 m, průměr 75 mm) odebrán reprezentativní směsný vzorek o objemu zhruba 12 l. Takto malý objem by zvolen s ohledem ke snaze minimalizovat zásahy do vývoje populací. Z odebraných 12 l bylo dále 6 l (u tůní v periodické podobě 4 l) přefiltrováno přes 40 µm planktonní síť za účelem získání kvantitativního vzorku zooplanktonu. Získaný vzorek byl fixován vodným roztokem formaldehydu (38 – 40 %) tak, aby se výsledná koncentrace ve vzorku pohybovala mezi 2 – 4 %. Zbytek objemu byl využit pro odebrání vzorku fytoplanktonu (250 ml), stanovení průhlednosti pomocí Snellerovy trubice (trubice z tmavého materiálu, délka 60 cm, průměr 60 mm, a Secchiho deska, průměr 55 mm, upevněná na tyčce s vyznačenou stupnicí; metoda výhodná pro mělké nádrže), stanovení chlorofylu *a* (µg·l<sup>-1</sup>) pomocí terénního fluorimetru (Aquafluor™, Turner Designs) a k případnému zisku živých zooplanktonů. Pro data z fluorimetru byl vytvořen přepočít

na základě paralelního spektrofotometrického stanovení v extrakci chlorofylu *a* do acetonu (provedl Mgr. Jiří Hotový).

Kvůli minimalizování možnosti případného přenesení planktonních organismů mezi tůněmi byl tubicový odběrák po odebrání vzorků z každé tůně vždy důkladně omyt v proudící vodě blízce Liběchovky. Stejným způsobem byly omývány také nástroje, které teoreticky mohly kontaminovat již odebrané zooplanktonní vzorky (sítka, odměrky, trychtýře).

Pro každou tůň jsme pomocí kombinované sondy (YSI 556MPS, YSI Inc.) rovněž stanovovali běžné limnologické parametry. Jmenovitě *in-situ* měřenou teplotu (°C), obsah rozpuštěného kyslíku (% nasycení), pH a vodivost s korekcí na 25°C (μS/cm). Každý z těchto čtyř parametrů byl měřen jednak u dna a jednak u hladiny. Mezi sledované parametry patřila též hloubka ve středu tůně (cm).

Kromě údaje o počáteční inokulaci *D. curvirostris*, byly pro jednotlivé tůně stanoveny ještě další tři v čase konstantní proměnné – poloha tůní určená GPS souřadnicemi, náchylnost ke kumulaci opadu („opad“) a zastínění tůní („zástin“). Na základě terénního pozorování byly tůně rozděleny dle náchylnosti ke kumulaci opadu do 5 skupin a ohodnoceny v rozmezí 1-5, kdy známka 5 znamenala nejintenzivnější zanášení. Hodnota zástinu byla vypočítána na základě sledování přímého osvětlení tůní (% plochy hladiny) v době letního slunovratu jako průměr měření získaných v hodinovém intervalu za 24 hodin.

Metodiku odběru, fixace a zpracování vzorků fytoplanktonu podrobně popisuje diplomová práce Hruškové (2010).

## 2.2 Zpracování a determinace vzorků zooplanktonu

Odebrané, fixované vzorky, získané během šesti odběrů z tůní v periodické podobě (29.11.2006, 10.1.2007, 7.2.2007, 7.3.2007, 4.4.2007, 27.4.2007), byly využity pro kvantitativní stanovení počtu jedinců daných taxonů. Analyzován byl vždy celý objem vzorku za využití Sedgwick-Rafterovy komůrky a optické mikroskopie.

Vzorky z tůní v permanentní podobě byly zpracovány pro první tři odběry (31.7.2007, 21.8.2007, 11.9.2007) stejným způsobem. Počínaje čtvrtým až do posledního, dvanáctého odběru (4.10.2007, 23.10.2007, 19.11.2007, 17.12.2007, 12.3.2008, 21.5.2008, 30.7.2008, 6.10.2008, 10.12.2008) jsme pak vzorky zpracovávali již jen semikvantitativně pomocí přibližně logaritmické škály v rozmezí 0 - 5 (0 – nepřítomnost taxonu ve vzorku, 1 – jednotky jedinců, 2 – desítky jedinců, 3 – stovky jedinců, 4 – tisíce jedinců, 5 – desetitisíce jedinců). Důvodem byla, s ohledem na metodiku odběrů a vysoké abundance kolonizátorů, zbytečnost časově náročného stanovení přesné početnosti taxonů. Z odběrů provedených v roce 2008 bylo za účelem determinace vzorků zooplanktonu vybráno pět reprezentativních, které toto období rovnoměrně pokrývaly.

Druhovú determinace u perlooček se držela determinačních klíčů Amoros (1984) a Kořínek (2005, nepublikováno) a u buchanek Příkryl & Bláha (2007, nepublikováno). Vířníci byli určováni dle monografií Bartoš (1959) a Koste (1978) na nejnižší možnou taxonomickou úroveň a rovněž jejich nomenklatura byla převzata z Koste (1978). U taxonů s tělem bez pevného krunýře (např. rody *Cephalodella*, *Synchaeta*, *Epiphanes*) byly vzhledem k limitacím spojeným s fixací formaldehydem (problém s deformací těla) využívány též morfologické znaky na kousacím ústrojí (trophi). U rodu *Synchaeta* byla zohledněna práce Obertegger et al. (2006).

## 2.3 Statistické zpracování experimentálních dat

Pro účely statistického zpracování experimentálních dat, získaných při sledování tůní v permanentní podobě, byly vyloučena všechna měření provedená u tůní C1 a E2, u kterých došlo k protržení hydroizolační fólie. Tyto tůně následně znovu získaly periodický charakter a v období léta zcela vysychaly.

Hodnoty provedených měření byly analyzovány pomocí softwaru GraphPad Prism 5. Cílem bylo provedení popisných statistik (stanovení maxima, minima, mediánu, horního a dolního kvartilu, průměru, směrodatné odchylky, střední chyby) a testování normality datového souboru (testy Kolmogorov-Smirnov, D`Agostino-Pearson, Shapiro-Wilk). Jelikož hodnoty parametrů neměly normální rozdělení, byla pro stanovení signifikance využita neparametrická jednocestná ANOVA a test Kruskal-Wallis. V této práci jsou prezentované jen vybrané výsledky ve formě box-plotů (obr. 2, přílohy: obr. II – 1 až 5, obr. III - 1 až 4, obr. IV – 1 až 2).

Experimentální data ve formě abundancí determinovaných taxonů a zjištěných hodnot fyzikálně-chemických a jiných parametrů tůní (opad, zástin, GPS), byla dále podrobena mnohorozměrným analýzám prostřednictvím softwaru Canoco for Windows 4.5.

Na základě provedené analýzy PCA (Principal component analysis) pro vysvětlující proměnné jsme zjistili silnou korelaci mezi stejnými parametry měřeními zvláště u hladiny a dna (teplota, konduktivita, nasycení kyslíkem, pH). Pro použití v dalších analýzách jsme proto vybrali pouze hodnoty měřené u hladiny, neboť předpokládáme možnost volné migrace sledovaných organismů uvnitř tůní a častý vznik limitujících podmínek u dna (především deficitu rozpuštěného kyslíku). Jako další vysvětlující proměnné byly využity maximální hloubka tůní, koncentrace chlorofylu *a*, průhlednost, zástin, opad, schéma inokulace a GPS souřadnice. Jako analyzované druhy byly vybrány všechny druhy perlooček a lasturnatek, suma abundancí všech klanonožců a všechny druhy vířníků s výjimkou skupiny Bdelloidea. Důvodem sloučení klanonožců byl fakt, že ve vzorcích převládala jejich obtížně determinovatelná larvální stádia. Důvodem vyloučení Bdelloidea byla, díky práci s fixovanými vzorky, nemožnost druhové determinace a možná odlišnost ekologických nároků u případných, navzájem nerozeznávaných druhů.

Pro testování schopnosti vybraných proměnných vysvětlit variabilitu v souboru dat o abundancích zooplanktonu, jsme zvolili metodu přímé, lineární analýzy RDA (Redundancy analysis). Důvodem zvolení přímé analýzy byla přítomnost několika málo vzorků s absencí zooplanktonu, které jsme považovali za relevantní součást dat. Hodnoty vysvětlujících

proměnných (environmental variables) jsme logaritmicky transformovali dle vztahu  $Y' = \log \cdot (A \cdot Y + B)$ , kde  $A = 1$ ,  $B = 1$ . U hodnot abundancí nebyla, s ohledem na jejich přibližně logaritmickou podobu, provedena transformace žádná. Hodnoty dle vzorků (samples) nebyly centrovány ani standardizovány, hodnoty dle druhů (species) byly jen centrovány. Jako kovariáty byla využita data konání 12 odběrů (čas v kategoriální podobě). Pro zjištění signifikancí kanonických os byly využity Monte Carlo permutační testy (9999 náhodných permutací). Jelikož analyzovaná data měla vnitřní strukturu, byla analýza provedena za pomoci split-plot designu, kde whole-plots odpovídaly jednotlivým tůním a split-plots odpovídaly jednotlivým odběrům. Permutace byly provedeny pouze na úrovni whole-plots.

Pro analýzu vzájemné podobnosti tůní byl využit software Statistica 7, prostřednictvím kterého jsme provedli klastrovou analýzu (Unweighted pair-group average, Neighbor-joining).



### 3. Výsledky

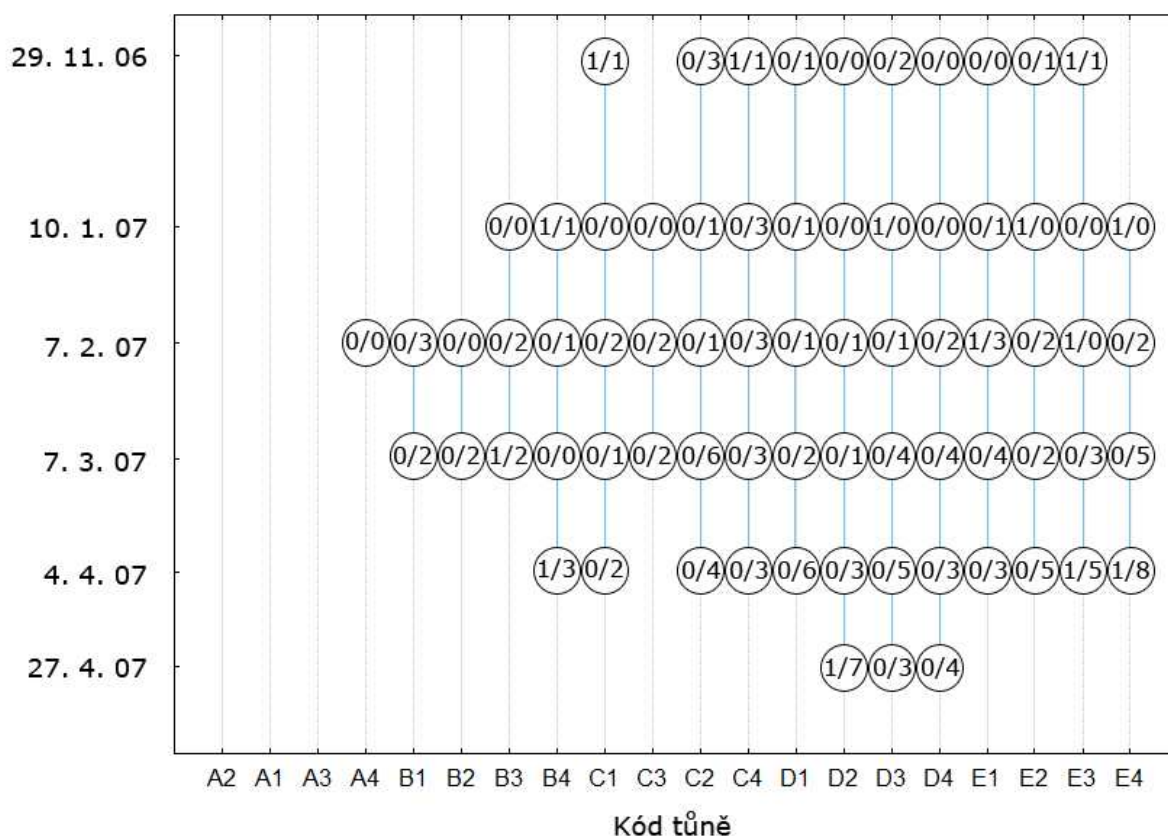
#### 3.1 Kolonizace a vývoj společenstva zooplanktonu u tůní v periodické podobě

Faktorem, který nejzásadnějším způsobem ovlivnil kolonizaci vybudovaných tůní v jejich periodické podobě, byl fakt, zda daná tůň byla v konkrétním období zatopena a případně do jaké míry. V době prvního odběru (29.11.2006) byla přirozenou cestou, tedy vodou z atmosférických srážek a infiltrace, naplněna polovina tůní (10). Největšího zaznamenaného počtu zatopených tůní (17) bylo dosaženo v zimním období následujícího roku (odběry 7.2. a 7.3.2007). Tři tůně nebyly zatopeny nikdy (A1, A2, A3). Během první poloviny jara 2007 docházelo k postupnému vysychání a zarůstání břehů vegetací. V době posledního šestého odběru (27.4.2007) byly vyschlé již všechny tůně s výjimkou tří z nich (D2, D3, D4), které definitivně vyschly do poloviny května. Maximální zjištěná hloubka činila 55 cm (7.3.2007, D3).

Ostatní abiotické faktory pak byly nestejnou délkou hydroperiody v různé míře ovlivněny. Z tohoto důvodu jsme např. u tůní s vyšším vodním sloupcem, na rozdíl od tůní mělkých, registrovali i rozdíly mezi hodnotami sledovaných proměnných u hladiny a dna. Tato stratifikace fyzikálně-chemických parametrů byla často výrazná, jmenovitě v případě teploty, nasycení kyslíkem a někdy i vodivosti. Mezi jednotlivými tůněmi navzájem jsme ve stejném čase pozorovali rozdíly koncentrací chlorofylu *a* (v  $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  až v rozsahu dvou řádů), s nimi související rozdíly v nasycení kyslíkem (7.2.2007 rozpětí v hodnotách u hladiny 21 až 179 %), a také rozdíly u vodivosti (nejvyšší hodnoty pravidelně u tůní D1 a D2).

Důležitou skutečností pro kolonizující druhy mohla být též absence submerzních a emerzních makrofyt a absence larev koreter.

Již ve vzorcích z prvního odběru se objevilo 9 zooplanktonních taxonů. U všech z nich byly jejich abundance velmi nízké a, vyjma vířníka *Epiphanes senta* a vířníků ze skupiny Bdelloidea, nepřevyšovaly ani hodnotu  $1 \text{ ind}\cdot\text{l}^{-1}$ . Jednalo se o perloočku *Bosmina longirostris*, která byla nalezena ve 2 vzorcích, naupliové larvální stádium buchanky a vířníky *Brachionus variabilis*, *Keratella cochlearis*, *Keratella testudo*, *Lepadella patella* a *Notholca squamula*. U druhu *Bosmina longirostris* šlo, v rámci sledování kolonizace periodických tůní, jednak o jediné doklady tohoto druhu, ale zároveň i o poslední nález jakékoliv perloočky vůbec. Rovněž druhy *Lepadella patella* a *Brachionus variabilis* nebyly dále zaznamenány, přičemž *Brachionus variabilis* se neobjevil ani ve vzorcích z tůní v podobě permanentní.



**Obrázek 1: Graf kolonizace periodických tůní koryšů (Crustacea) a vířníků (Rotifera).** Kružnice představují vzorky odebrané z tůní (A2-E4) během šesti odběrů (29.11.06 – 27.4.07), zlomky v kružnicích zastupují počet taxonů koryšů/počet taxonů vířníků. Modré příčky vyznačují období zaplavení tůní. Taxony koryšů jsou reprezentovány perloočkou *Bosmina longirostris* a sk. Copepoda, taxony vířníků 11 druhů a skupinou Bdelloidea.

Z planktonních klanonožců byla po celé období přítomna pouze naupliová a kopepoditová stádia. Ve většině případů šlo o jednotlivá individua. Jejich výskyty byly nespojité a nešel u nich vysledovat žádný vývoj populací. Ačkoliv nejvyšší zjištěná abundance nepřesáhla hodnotu  $2 \text{ ind} \cdot \text{l}^{-1}$ , byly larvy nalezeny v 8 tůních ze 17 zaplavených. Dle 4. a 5. kopepoditových stádií a částečně i dle stádií naupliových lze usuzovat, že většina z těchto jedinců náležela pravděpodobně druhu *Cyclops strenuus*. Tato buchanka je v nádržích nacházejících se v nejbližším okolí studované lokality velmi hojná.

Při analýze zooplanktonních vzorků z dalších odběrů se, krom výše zmíněných, postupně objevilo ještě dalších 5 taxonů vířníků. Byli jimi *Brachionus urceolaris* (první záznam 7.3.2007), *Cephalodella* spp. (první záznam 5.2.2007), *Keratella quadrata* (první záznam 10.1.2007), *Lophocharis* sp. (pouze 4.4.2007, tůň E4) a *Resticula gelida* (první záznam 10.1.2007), jejímuž nálezu věnuji samostatnou kapitulu (viz kapitola 4.3). Počínaje únorem 2007 až do vyschnutí tůní jsme u některých vířníků registrovali již i vysoké abundance, kdy dominující druh často vytvářel až monokulturní společenstvo. Jednalo se

především o populace *Cephalodella* spp. (max. abundance 213 ind·l<sup>-1</sup>), *Keratella testudo* (max. abundance 3108 ind·l<sup>-1</sup>), *Notholca squamula* (max. abundance 564 ind·l<sup>-1</sup>) a *Resticula gelida* (max. abundance 815 ind·l<sup>-1</sup>). Stejně taxony byly rovněž nejméně úspěšnými kolonizátory co do počtu osídlených tůní. Z celkového počtu 17 zatopených tůní bylo kolonizováno vířníky *Cephalodella* spp. 15 tůní, *Keratella testudo* 12 tůní, *Notholca squamula* 15 tůní a *Resticula gelida* 15 tůní. Ze zaznamenaných 12 taxonů vířníků kolonizovalo jednotlivé tůně 0 až 8 z nich. Maximálního počtu, tedy 8 taxonů, bylo dosaženo hned ve třech případech (C2, C4, D2).

Změny v počtu taxonů u koryšů a vířníků v průběhu sledování shrnuje obr. 1. Ojedinelé nálezy koryšů pochází především z období prvotního zaplavení tůní a z období jejich vysychání. U vířníků je zde patný postupný nárůst počtu taxonů v čase.

Zajímavou dominantou v analyzovaných vzorcích byl i dravý prvok r. *Lembadion*, který velmi rychle kolonizoval všechny tůně a v často vysokých abundancích (v některých případech až tisíce ind·l<sup>-1</sup>) v nich setrval až do jejich vyschnutí.

### 3.2 Kolonizace a vývoj společenstva zooplanktonu u tůní v permanentní podobě

Prostřednictvím fyzikálně-chemických parametrů měřených zvláště u hladiny a dna jsme u tůní v permanentní podobě, podobně jako u hlubších periodických tůní, často registrovali stratifikaci teplotních a kyslíkových poměrů. Teplota vody v tůních se v průběhu sezóny měnila dle očekávání, avšak v zimním období byly rozdíly napříč tůněmi menší než v období letním (obr. II – 1, římským číslováním jsou označovány přílohy). Zimní období se též vyznačovalo velmi nízkými koncentracemi rozpuštěného kyslíku, a to jak u dna, tak u hladiny (obr. II – 2). Hodnoty pH se, s výjimkou vysokých hodnot z 10.12.2008, stabilně pohybovaly v rozmezí 7 – 9 (obr. II – 3). Zachycené trendy u průhlednosti v čase (obr. II – 4) dobře korespondovaly s inverzními trendy ve změnách koncentrace chlorofylu *a* (obr. II – 5).

Přetvořením tůní z podoby periodické do podoby permanentní bylo dosaženo stavu, kdy si tůně trvale udržovaly konstantní hloubku (asi 60 cm), a zadržovaly proto i obdobné množství vody. Díky tomu bylo umožněno jejich vzájemné srovnávání. Fakt, že se tůně navzdory stejným rozměrům, stáří a blízké poloze výrazně lišily, byl brzy pozorovatelný i pouhým okem. Již v době prvních dvou odběrů totiž získaly různé zdánlivé zbarvení vody – černé, hnědé, čiré či různě intenzivně zelené.

Vedle zmíněného zbarvení se některé tůně ukázaly být charakteristické též na základě některého z měřených chemicko-fyzikálních parametrů. Např. tůň D1 se vyznačovala vysokými hodnotami konduktivity (obr. III – 1), tůně B2, B3, D1 a E4 nízkými hodnotami nasycení kyslíkem u hladiny (obr. III – 2) apod. Značné rozdíly mezi tůněmi byly rovněž patrné u hodnot průhlednosti (obr. III – 3) a koncentrace chlorofylu *a* (obr. III – 4), jež však nebylo možné jednoznačně vysvětlit pouze inokulací perloočky *Daphnia curvirostris*.

Po dobu sledování nebyla v tůních přítomna žádná vodní makrofyta, avšak v červenci 2008 došlo k silnému zarostení tří tůní (A4, B4, D4) vláknitými řasami. Mezi zástupci hmyzu se jevil významným početný výskyt dvou pelagiálních predátorů, znakoplavky *Notonecta glauca*, a koretry *Chaoborus crystalinus*, kteří zde byli přítomni celoročně (tj. i pod ledem, v době kyslíkového deficitu). Abundance koretry byly ve vzorcích sledovány, díky čemuž mohla být doložena nerovnoměrnost v jejich osídlení tůní (obr. IV – 1).

Ve vzorcích z prvního odběru (8. den po napuštění) jsme našli překvapivě druhově bohaté společenstvo zooplanktonních organismů – 4 druhy perlooček (*Bosmina longirostris*, *Daphnia curvirostris*, *D. gr. longispina* a *Chydorus sphaericus*), 1 druh buchanky (*Cyclops strenuus*) a 8 druhů vířníků (*Cephalodella cf. gibba*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*,

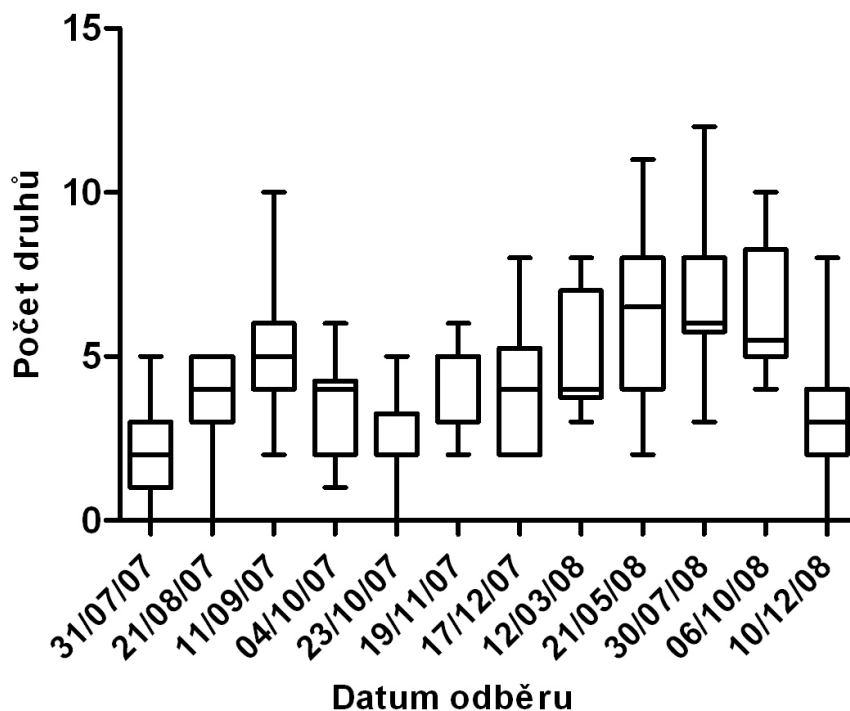
*K. testudo*, *Lecane closterocerca*, *Lepadella patella*, *Pleurotrocha petromyzon*, *Synchaeta pectinata*). Kromě *Bosmina longirostris* (abundance 2 ind·l<sup>-1</sup>, C3), však nedosáhl žádný z výše zmíněných druhů ani abundance 1 ind·l<sup>-1</sup>.

Od července do prosince 2008 kolonizovalo tůň celkem 5 druhů perlooček – *Bosmina longirostris*, *Daphnia* gr. *longispina*, *Chydorus sphaericus*, které se krátce objevily jen v úvodní fázi sukcese, dále *Scapholeberis mucronata*, který se objevil v říjnu 2008, a inokulovaný druh *Daphnia curvirostris*. S výjimkou posledně jmenovaného druhu šlo o výskyty ve velmi malých abundancích (většinou pod 1 ind·l<sup>-1</sup>, maximum 6 ind·l<sup>-1</sup> u *Scapholeberis mucronata*). Naopak perloočka *Daphnia curvirostris*, která ve vzorcích z prvního odběru byla stěží zachycena, vytvářela o další tři týdny později (21.8.2007) populace o abundancích v řádu stovek ind·l<sup>-1</sup>. Po celé sledované období si pak mezi všemi korýši udržela dominantní postavení, díky čemuž byl dobře patrný i její životní cyklus. V říjnu a listopadu 2007 se ve větším množství v populaci objevili samci a efipialní samice, načež v následném zimním období došlo k prudkému poklesu početnosti o dva řády. V květnu a červenci 2008 byly populace opět početné, v říjnu a prosinci se opakovala situace z předešlého roku. U některých samců a juvenilních jedinců *Daphnia curvirostris* jsme pozorovali přítomnost tzv. neckteeth, obranné struktury na dorzální části karapaxu, která u perlooček vzniká v návaznosti na predční tlak. Po zpracování vzorků zooplanktonu z druhého odběru bylo zjištěno, že za 4 týdny po inokulaci tento druh kolonizoval nejméně 5 z 10 deseti neinokulovaných tůň. Během celého sledovaného období došlo postupně ke kolonizaci 9 z 10 původně neobývaných tůň, avšak jen u 5 z nich byla zaznamenána populace o abundanci vyšší než 1 ind·l<sup>-1</sup>. Průběh kolonizace představuje obr. V – 1. Žádný doklad o kolonizaci nemáme pouze z tůň B1.

Lasturnatky (Ostracoda) byly během kolonizace zastoupeny druhem *Notodromas monacha*, který byl zaznamenán od května 2008 (tehdy přítomny až stovky ind·l<sup>-1</sup>), kdy se široce rozšířil, až do října 2008.

Z klanonožců kolonizovaly tůň nejméně tři druhy buchanek. Vedle již zmíněného druhu *Cyclops strenuus*, jehož adulti byli nalezeni pouze v jednom ze vzorků z prvního odběru, to byly druhy *Eucyclops serrulatus* a *Mesocyclops leuckarti*. Ojedinelé nálezy obou pocházely z října a prosince 2008. Ačkoliv byla po většinu sledovaného období nepočetná těž naupliová a kopepoditová stádia buchanek (jen v květnu 2008 byly zaznamenávány až desítky ind·l<sup>-1</sup>), byla jejich přítomnost, na rozdíl od dospělců, doložena v 17 z 18 permanentních tůň.

Druhově nejbohatší kolonizující skupinou zooplanktonu byli vířníci zastoupení 28 taxony. Nejvýznamnějšími co do velikostí populací (stovky až desetitisíce ind·l<sup>-1</sup>) a zároveň počtu kolonizovaných tůní (9 až 18) byly druhy *Brachionus angularis*, *Cephalodella* cf. *gibba*, *Keratella quadrata*, *Keratella testudo*, *Lecane closterocerca*, *Lecane lunaris*, *Lepadella patella*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata* a *Synchaeta* gr. *tremula-oblonga*. Některé z nich (*Brachionus angularis*, *Keratella quadrata*, *Lecane lunaris*) se objevily výhradně v letním období roku 2008, jiné byly relativně početné v průběhu celého sledovaného období (*Lepadella patella*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata*, *Synchaeta* gr. *tremula-oblonga*), popř. byly početné v průběhu celého sledovaného období s výraznými maximálními abundancemi v letním období (*Cephalodella* cf. *gibba*, *Keratella testudo*, *Lecane closterocerca*). Vířníci z posledně jmenované skupiny společně s druhem *Lepadella patella* dokázali kolonizovat všech 18 tůní. Většina ostatních nalezených taxonů byla vzácná či se objevila jen na krátké období a osídlila pouze malou část tůní (viz tab. I – 2). Každou tůň kolonizovalo průměrně asi 13 taxonů vířníků.



**Obrázek 2: Graf změny počtu druhů zooplanktonu v čase.** Zahrnuty jsou skupiny Cladocera, Copepoda, Ostracoda a Rotifera (bez Bdelloida). Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).

Seznamy všech nalezených druhů koryšů a vířníků obsahují tabulky II – 1 a II – 2 v přílohách.

Během sledovaného období jsme napříč tůňmi pozorovali též změny v počtu zastoupených druhů zooplanktonu (obr.2). První fáze od července do září 2007 byla charakterizována jejich nárůstem (z mediánu pro druhy 2 na medián 5), který byl v průběhu října ve fázi druhé vystřídán zpětným poklesem na původní stav (medián pro druhy 2). Ve třetí fázi, od konce října 2007 do května 2008, došlo k dalšímu postupnému zvyšování počtu druhů s maximem v květu (medián pro druhy 6,5). Nakonec následovala poslední, čtvrtá fáze projevující se opětovným poklesem (v prosinci 2008 byl medián pro druhy roven 3). Shodný průběh měly též změny v počtu druhů u samotných vířníků, tedy u skupiny s jednoznačně nejvyšším počtem taxonů (obr. IV – 2).

Stejně jako u tůní v periodické podobě, došlo i ve vzorcích z tůní trvalých k zachování buněk prvoka r. *Lembadion*. Ten se poprvé objevil v listopadu 2007 a nepravidelně se vyskytoval v celém dalším průběhu sledování kolonizace. Jeho abundance nikdy nepřekročily řád stovek ind·l<sup>-1</sup>. Druhým zachovávajícím se prvokem byla, díky své schránce, krytenka r. *Arcella*. Od samého počátku až do konce uvažovaného období byla v různých abundancích (max. stovky ind·l<sup>-1</sup>) nalézána v každé z 18 tůní.

### 3.3 Vliv sledovaných faktorů na společenstvo v permanentních tůních

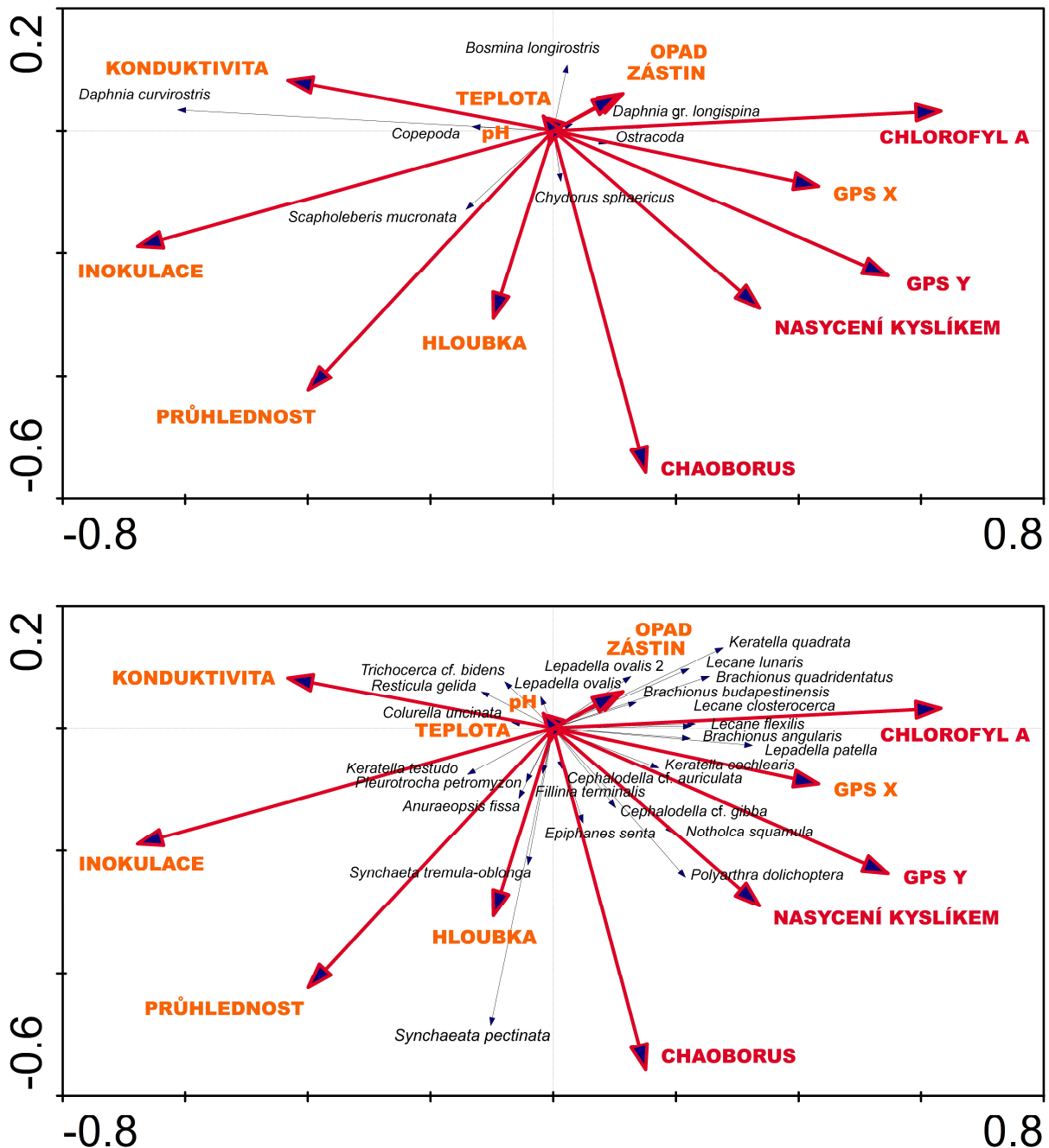
Hodnoty abiotických a biotických faktorů získané u tůní v permanentní podobě jsme, na rozdíl od hodnot z periodické fáze, kdy se v čase měnila velikost a především počet tůní, mohli využít pro účely testování pomocí mnohorozměrných analýz. Na základě výsledků PCA u vysvětlujících proměnných a na základě délky gradientů zjištěných DCA (detaily nastavení analýz viz kapitola 2.3) jsme využili metodu lineární, přímé analýzy RDA (Redundancy analysis).

Prvním z cílů bylo testovat schopnost vybraných proměnných vysvětlit variabilitu abundancí a jejich rozložení (mezi tůněmi v čase) u determinovaných zástupců zooplanktonu. Jako vysvětlující proměnné byly zvoleny teplota u hladiny [°C], konduktivita s korekcí na 25 °C u hladiny [ $\mu\text{S}/\text{cm}$ ], nasycení  $\text{O}_2$  u hladiny [%], pH u hladiny, max. hloubka [cm], koncentrace chlorofylu *a* [ $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ], abundance koretry *Chaoborus crystallinus* ve vzorcích [ $\text{ind}\cdot\text{l}^{-1}$ ], náchylnost tůní ke kumulaci opadu na dně, zastínění tůní, inokulace perloočky *Daphnia curvirostris* a GPS souřadnice tůní (*x* – gradient od západu k východu, *y* – gradient od jihu k severu). Tyto proměnné v modelu vysvětlily celkem 21,3 % variability (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 19,550$ ,  $P = 0,0001$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 3,979$ ,  $P = 0,0001$ ). Grafický výstup z analýzy ve formě biplotu pro taxony a vysvětlující proměnné představuje obr. 3.

Z grafu na obr. 3 je zřejmé, že uvažované vysvětlující proměnné měly různý význam a vysvětlily různé množství variability. Z tohoto důvodu jsme pomocí Forward selection a za využití Holmovy korekce pro *P*-hodnotu vybrali jen proměnné se signifikantními výsledky Monte Carlo permutačního testu. Byl mezi nimi i design inokulace *Daphnia curvirostris*, který však byl vyřazen pro možnou autokorelaci s výskyty a abundancemi dané perloočky. Tento předpoklad se potvrdil nesignifikantním výsledkem testu na stejném souboru dat o taxonech s vyloučením *Daphnia curvirostris*. Zbýlými signifikantními proměnnými byly koncentrace chlorofylu *a*, GPS souřadnice pro *y* (gradient od jihu k severu), abundance koretry a nasycení  $\text{O}_2$  u hladiny (u všech  $P < 0,01$ ). Dohromady ve společném modelu vysvětlily 12,2 % variability (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 14,408$ ,  $P = 0,0001$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 6,546$ ,  $P = 0,0001$ ). Každá z těchto proměnných byla rovněž testována pomocí RDA samostatně. Výsledná vysvětlená variabilita pak byla 4,9 % u chlorofylu *a*, 4,3 % u GPS souřadnice *y*, 3,4 % u nasycení  $\text{O}_2$  u hladiny a 2,1 % u abundance koretry (test signifikance kanonické osy ve všech případech  $P < 0,01$ ). Tato vysvětlená variabilita však může být z libovolné části společná s variabilitami vysvětlenými jinými



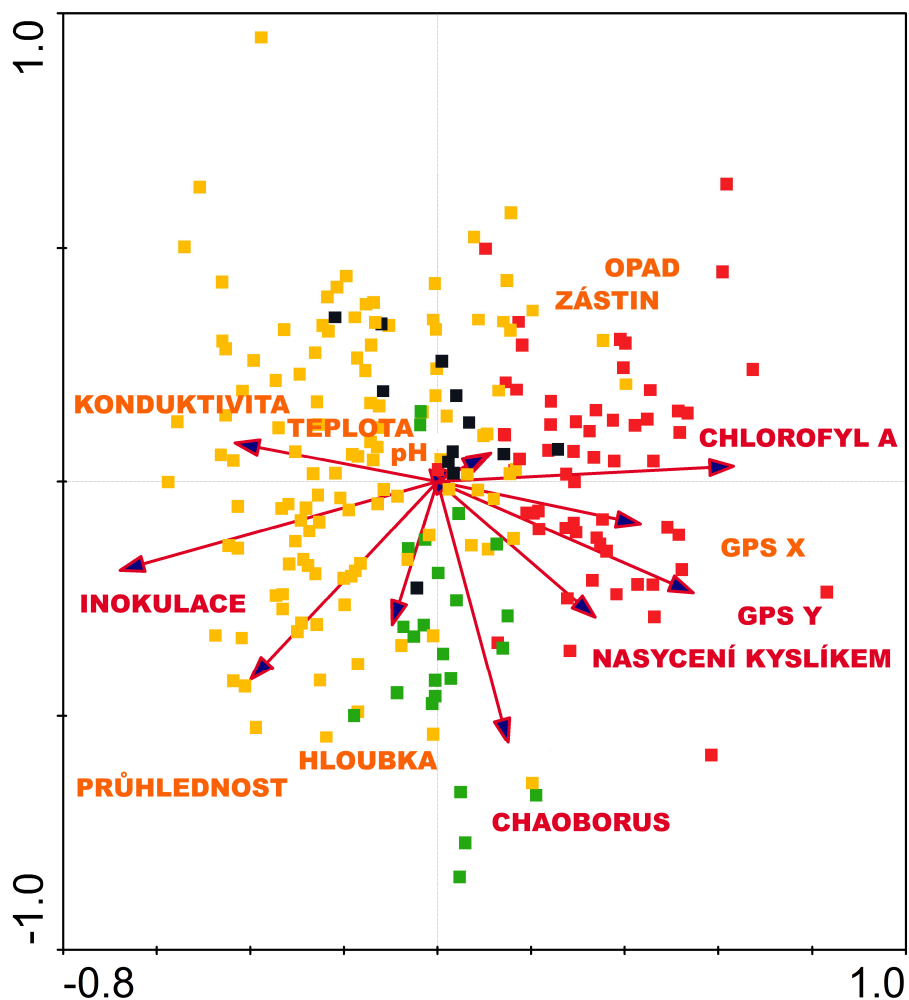
vysvětlujícími proměnnými. Že tomu tak je i v tomto případě, bylo patrné i u vysvětlených variabilit ve Forward selection, kdy došlo ke změně v pořadí proměnných dle významu. Po postupném zahrnování aktuálně nejvýznamnějších proměnných do modelu bylo vysvětleno



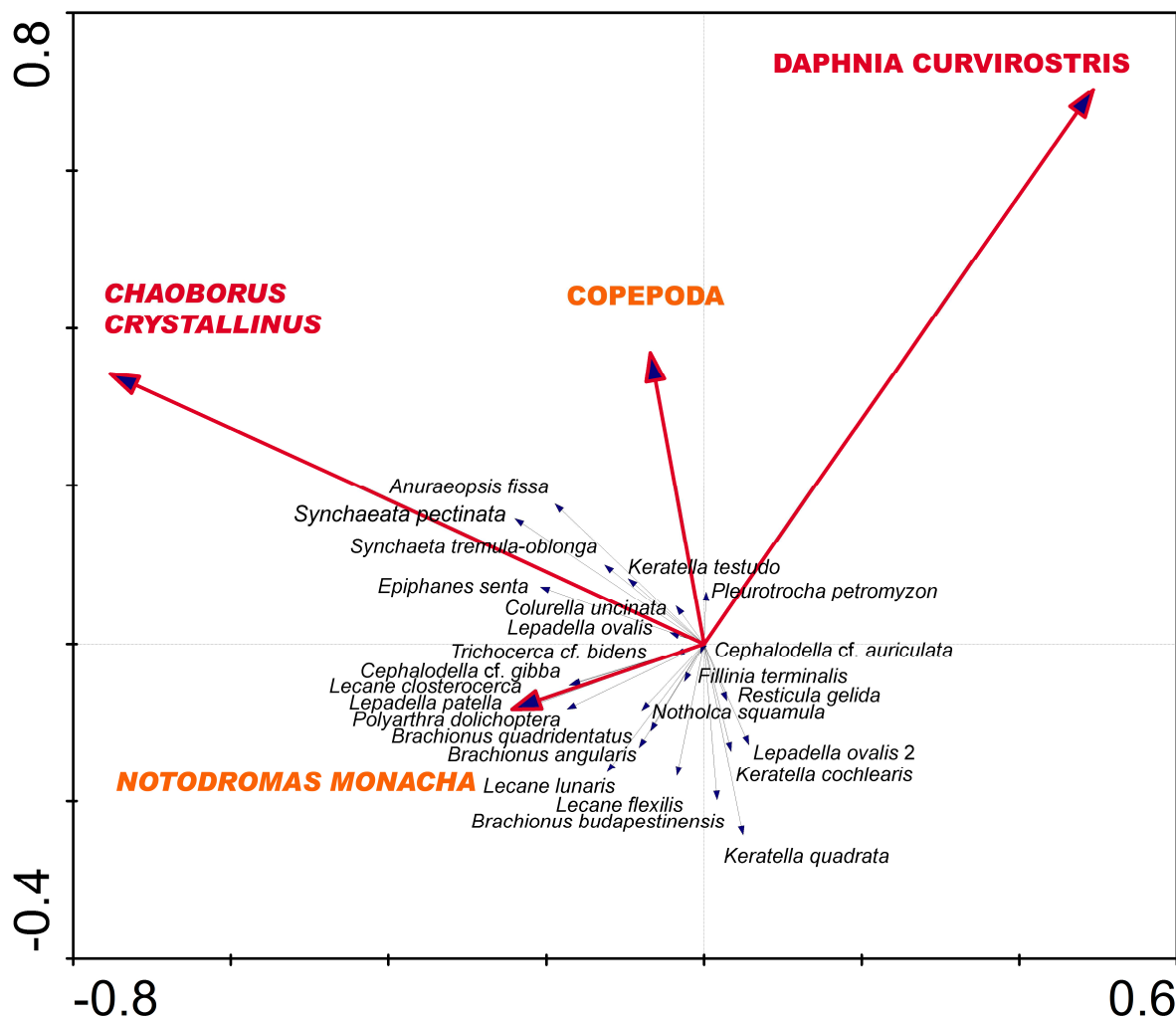
**Obrázek 3: RDA – biplot pro taxony zooplanktonů a vysvětlující proměnné.** Pro přehlednost zobrazení v horním biplotu pouze korýši (Crustacea) a v dolním biplotu pouze vířníci (Rotifera). Silné červené šipky zastupují vysvětlující proměnné, tenké modré šipky vysvětlované taxony. Popisky proměnných, které vyšly ve Forward selection při využití Holmovy korekce jako signifikantní ( $P < 0,01$ ), jsou červené. Popisky proměnných nesignifikantních ( $P > 0,05$ ) jsou oranžové. Všechny zobrazené proměnné v modelu vysvětlily 21,3 % celkové variability (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 19,550$ ,  $P = 0,0001$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 3,979$ ,  $P = 0,0001$ ).

u chlorofylu *a* 3,8 %, u GPS souřadnice *y* 2,3 %, u abundance koretry 1,5 % a u nasycení O<sub>2</sub> u hladiny 1,3 % celkové variability.

Pro zodpovězení otázky, které z tůní jsou si nepodobnější, jsme využili klastrové analýzy (metoda Unweighted pair-group average, Neighbor-joining), na základě které byly tůně rozděleny do 4 skupin. Pro grafické zobrazení tohoto rozdělení jsme využili první, výše zmíněnou analýzu, která využívala většinu u tůní měřených parametrů jako vysvětlující proměnné, a promítli je do biplotu znázorňujícího vztah odebraných vzorků zooplanktonu k vysvětlujícím proměnným (obr. 4). Gradienty rozdělující tůně do jednotlivých skupin budou dále diskutovány v kapitole 4.2.



**Obrázek 4: RDA – biplot pro vzorky a vysvětlující proměnné.** Barevné čtverce zastupují 216 determinovaných vzorků zooplanktonu, jež byly na základě příslušnosti k jedné z tůní rozděleny do 4 barevně odlišených skupin. Tyto skupiny jsou výsledkem klastrové analýzy (Unweighted pair-group average, Neighbor-joining) a sdružují navzájem nejpodobnější tůně. Žluté čtverce – tůně B2, B3, C2, C4, D1, D3, E1, E3, E4, černé čtverce – tůň D2, červené čtverce – tůně A2, A4, B1, B4, C3, zelené čtverce – tůně A1, A3. Silné červené šipky zastupují vysvětlující proměnné. Popisky proměnných, které vyšly ve Forward selection při využití Holmovy korekce jako signifikantní ( $P < 0,01$ ), jsou červené. Popisky proměnných nesignifikantních ( $P > 0,05$ ) jsou oranžové. Všechny zobrazené proměnné v modelu vysvětlily 21,3 % celkové variability (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 19,550$ ,  $P = 0,0001$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 3,979$ ,  $P = 0,0001$ ).



**Obrázek 5: RDA – biplot pro druhy vířníků (Rotifera) a biotické proměnné prostředí (Crustacea, Chaoborus).** Silné červené šipky zastupují taxony koryšů, kteří představují vysvětlující proměnné. Tenké modré šipky zastupují vysvětlované druhy vířníků. Do analýzy nebyla zahrnuta skupina Bdelloidea. Popisky proměnných, které vyšly ve Forward selection při využití Holmovy korekce jako signifikantní ( $P < 0,05$ ), jsou červené. Popisky proměnných nesignifikantních ( $P > 0,05$ ) jsou oranžové. Všechny vysvětlující proměnné v modelu vysvětlily 6,2 % celkové variability (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 5,933$ ,  $P = 0,0338$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 3,282$ ,  $P = 0,0031$ ).

Dále jsme testovali schopnost vysvětlit variabilitu abundancí mezi tůněmi v čase u vířníků za pomoci vybraných biotických proměnných, jimiž byly abundance perloočky *Daphnia curvirostris*, klanonožců (suma larev a dospělců všech druhů), lasturnatky *Notodromas monacha* a koretry *Chaoborus crystallinus*. Model byl signifikantní (test signifikance 1. kanonické osy:  $F = 5,933$ ,  $P = 0,0338$ ; test signifikance všech kanonických os:  $F = 3,282$ ,  $P = 0,0031$ ) a vysvětlilo se v něm 6,2 % z celkové variability v souboru analyzovaných abundancí vířníků. Grafickým výstupem je obr. 5. U všech čtyř vysvětlujících proměnných jsme provedli Forward selection a za využití Holmovy korekce pro P-hodnotu vybrali proměnné se signifikantními výsledky Monte Carlo permutačního testu. Byly jimi

abundance *Chaoborus crystallinus* (1,8 % vysvětlené variability,  $P < 0,01$ ) a abundance *Daphnia curvirostris* (1,4 % vysvětlené variability,  $P < 0,05$ ). Obě tyto proměnné byly testovány na souboru dat o vířnících též samostatnými analýzami RDA, kde vysvětlená variabilita u *Chaoborus crystallinus* činila 2,3 % (test signifikance kanonické osy:  $F = 4,876$ ,  $P < 0,01$ ) a u *Daphnia curvirostris* 1,9 (test signifikance kanonické osy:  $F = 4,119$ ,  $P < 0,01$ ).

Na grafických výstupech analýz, obr. 3 a 5, jsou patrné korelace mezi vysvětlovanými taxony a některými ze signifikantních vysvětlujících proměnných. U obr. 3 jde např. o silnou negativní korelaci *Daphnia curvirostris* s koncentrací chlorofylu *a*, nebo naopak o pozitivní korelaci některých vířníků (*Brachionus angularis*, *Brachionus budapestinensis*, *Brachionus quadridentatus*, *Keratella quadrata*, *Lecane closterocerca*, *Lecane flexilis*, *Lecane lunaris*, *Lepadella patella*) s koncentrací chlorofylu *a*, pozitivní korelaci *Polyarthra dolichoptera*, *Notholca squamula* a *Cephalodella* cf. *gibba* s nasycením  $O_2$  u hladiny a pozitivní korelaci *Keratella cochlearis* s gradientem jih-sever (GPS souřadnice pro *y*). Na obr. 5 je patrná negativní korelace mezi většinou vířníků (*Brachionus angularis*, *Brachionus budapestinensis*, *Cephalodella* cf. *gibba*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Lecane closterocerca*, *Lecane flexilis*, *Lecane lunaris*, *Lepadella patella*, *Lepadella ovalis* „2“ – viz obr. VII - 1, *Polyarthra dolichoptera*) a abundancí *Daphnia curvirostris* a dále též pozitivní korelace u druhů *Anuraeopsis fissa*, *Epiphanes senta*, *Keratella testudo*, *Sychaeta pectinata* a *Synchaeta* gr. *tremula-oblonga* s abundancí *Chaoborus crystallinus*. Druhy v rámci jednoho rodu v některých případech reagují na konkrétní gradient obdobně (r. *Brachionus*, r. *Lecane*, r. *Synchaeta*), v jiných naopak rozdílně (r. *Keratella*, r. *Lepadella*).

## 4. Diskuse

### 4.1 Kolonizace nově vytvořených tůní zooplanktonem

Během sledování vývoje společenstva zooplanktonu u tůní v periodické i permanentní podobě jsme bezprostředně po jejich zatopení zaznamenali krátkou úvodní fázi, charakterizovanou nízkými abundancemi všech nalezených taxonů. Patřily mezi ně jednak druhy později tvořící dominantní složky společenstva, ale též druhy, které se během dalšího sledování neobjevily vůbec nebo jen velmi vzácně. Takovými kolonizátory byly perloočky *Bosmina longirostris*, *Daphnia* gr. *longispina* a *Chydorus sphaericus* a vířníci *Brachionus variabilis* a *Keratella cochlearis*. V dalším průběhu vývoje společenstva docházelo k postupnému zvyšování počtu nalézáných druhů a též ke zvyšování jejich abundancí na řádově stovky a tisíce ind·l<sup>-1</sup> (výjimečně až desetitisíce ind·l<sup>-1</sup>), což je ve shodě s výsledky obdobných kolonizačních experimentů (např. Cáceres & Soluk 2002, Louette & De Meester 2005). U tůní periodických byl tento trend pozorovatelný pouze v případě delší doby jejich zatopení, přičemž byl později v období vysychání následován trendem v poklesu abundancí. Zřetelný pokles v počtu druhů (např. Boix et al. 2004, Lahr et al. 1999) zaznamenán nebyl, pravděpodobně v důsledku délky intervalu vzorkování a rychlého vyschnutí.

U tůní permanentních došlo k zastavení růstu počtu druhů v září 2007 (6 týdnů po jejich naplnění), kdy byl zjevně vliv nových kolonizačních událostí převážen sezónní dynamikou již dříve usazených druhů. Obdobný průběh vývoje společenstva zooplanktonu v nově vytvořeném habitatu pozorovali např. Cáceres & Soluk (2002) či Jenkins & Buikema (1998). Celá zbývající část sledovaného období se již vyznačovala dlouhodobými sezónními fluktuacemi v průměrném počtu nalézáných druhů na tůň. Minimum v počtu druhů jsme registrovali na konci října 2007 a maximum v květnu až červenci 2008. Obdobné sezónní změny jsou známy též z permanentních vod mírného pásu s již vyvinutým společenstvem (např. Beisner & Peres-Neto 2009, Shurin 2010, Sommer et al. 1986). Z porovnání dvou zachycených maxim však vyplývá zachování dlouhodobého trendu v přibývání počtu zooplanktonních druhů (obr. 2). Na popsáných sezónních změnách se ze sledovaných skupin zooplanktonu podíleli převážně vířníci (obr. IV – 2), podíl ostatní skupin (Cladocera, Ostracoda, Copepoda) na změnách v této podobě nebyl zřetelný, převážně z důvodu velmi malého počtu zastoupených druhů. Zásadní význam vířníků v tomto ohledu dokládají rovněž

dřívější práce, které v kolonizačních experimentech uvažovaly veškerý zooplankton (např. Cáceres & Soluk 2002, Jenkins & Buikema 1998).

Každé ze čtyř sledovaných skupin zooplanktonu (Cladocera, Copepoda, Ostracoda, Rotifera) je prostřednictvím některých jejich zástupců v literatuře přisuzována schopnost rychlé kolonizace nových habitatů. Přesto však některé práce v kontrastu s tímto považují disperzi a následnou kolonizaci zooplanktonem na krátkodobé škále jako málo frekventovanou (např. Bohonak a Jenkins 2003). Část těchto rozporů má příčinu už v samotném hodnocení rychlosti či pomalosti těchto procesů, jež jsou do značné míry subjektivní, a v míře generalizace poznatků z pozorování jednotlivých druhů na celé dané skupiny. Přes možnou nekonzistentnost v kritériích hodnocení je však zřejmé, že mnozí zástupci zooplanktonu jsou schopni téměř okamžité kolonizace nových habitatů, která může být skutečně prostřednictvím nejrůznějších disperzních činitelů (Cáceres & Soluk 2002, Green & Figuerola 2005, Frisch et al. 2007, Jenkins & Underwood 1998, Vanschoenwinkel et al. 2008). V těchto případech je pak disperzní kapacita daných taxonů nepochybně vysoká a podpořená značným počtem transportovaných propagulí (Louette & De Meester 2005). Pro objektivnější zhodnocení relativních rychlostí kolonizace je proto vhodné uvažovat nejen samotný čas, ale též případné limitující vlivy jako je charakter regionálního species pool (z hlediska zastoupení druhů i jejich abundancí), vzdálenost od nejbližších zdrojových lokalit a velikost tůní (viz kapitola 1.2). Významnou informaci nese též srovnání s rychlostmi kolonizace jiných taxonů. Příkladem možného subjektivního pohledu na rychlost kolonizace mohou být práce věnující se výhradně jednomu taxonu, nejčastěji perloočkám (Louette & De Meester 2004, 2005, Louette et al. 2008), jež jsou tradičně nejintenzivněji studovaným taxonem zooplanktonu vnitrozemských vod. Dokládána velká rychlost osidlování u některých jejich zástupců, která je vymezována proti dřívějším představám či očekávání autorů, pak může ve světle srovnání s jinými skupinami působit méně výrazným dojmem. Ve studiích věnovaných kolonizaci zooplanktonem totiž perloočky často jako nejrychlejší kolonizátoři nefigurují (Cohen & Shurin 2003, Jenkins & Buikema 1998).

Výhodou pro interpretování úspěšnosti kolonizace námi pozorovaných taxonů je jednak sledování vývoje celého společenstva zooplanktonu a jednak možnost srovnání s výskyty zástupců zooplanktonu na nejbližších lokalitách a jejich abundancemi, tedy s regionálním species pool. Tuto možnost poskytovaly výsledky monitoringu diverzity zooplanktonu malých vodních ploch v CHKO Kokořínsko, který, rovněž v rámci projektu BIOPOOL, probíhal v letech 2005 až 2009 (Juračka & Šorf, nepublikováno). Jako zdrojové území pro lokální disperzi bylo definováno okolí do 3 km od sledované lokality (cf. Louette

& De Meester 2004, 2005), na kterém se nachází celkem 5 tůní, vytvořených v dřívějších letech správou CHKO za účelem podpory populací obojživelníků. Jejich základní charakteristiky a počty taxonů daných skupin, které v nich byly nalezeny v letech 2005 až 2008 (vždy 3 odběry ročně), shrnuje tab. I – 1. Seznam všech nalezených druhů je obsažen v tab. II – 1 a tab. II – 2.

S ohledem na znalost regionální species pool a rychlosti kolonizace u ostatních skupin zooplanktonu se perloočky v průběhu 17 měsíců sledování projevovaly jako rychlé, ale málo úspěšní kolonizátoři. Časnost prvních dokladů o jejich přítomnosti (3 měsíce od vytvoření periodických tůní a 1 týden po napuštění permanentních tůní) dokonce předčila i rychlosti uvedené v pracích Louette & De Meester (2004, 2005). V našem i zmíněných případech však došlo k doložení výskytu už při prvním z řady odběrů, tudíž možným vysvětlením našeho dřívějšího nálezu může být pouhé časnější zahájení sledování. S výjimkou druhu *Scapholeberis mucronata*, který byl zaznamenán až na podzim 2008, nebyl u žádného z kolonizujících druhů perlooček registrován vznik populace, u níž by v čase docházelo ke zvyšování abundance a případnému osidlování dalších tůní. Přesto zaznamenaných 5 druhů tvořilo 42 % uvažovaného species pool pro Cladocera, což je hodnota odpovídající té, jakou uvádí Louette & De Meester (2005) při sledování 25 tůní po dobu 16 měsíců. To naznačuje, že z hlediska počtu druhů vzhledem k velikosti species pool, byly perloočky při kolonizování tůní v podmínkách Kokořínska obdobně úspěšné jako v podmínkách otevřené krajiny s početným výskytem vodního ptactva. Louette & De Meester (2005) rovněž uvádějí, že všechny kolonizující druhy byly nalezeny jako součást regionálního species pool. V našem případě však jeden z nalezených druhů, *Bosmina longirostris*, zaznamenán v okolních tůních nebyl, a to i přes dlouhodobý monitoring těchto lokalit.

Podobně jako v práci Louette & De Meester (2004) jsme i my zaznamenali jen minimální kolonizaci ze strany perlooček čeledi Chydoridae (syn. Eurycercidae), ačkoliv se v blízkém okolí vyskytovaly 4 druhy, z toho 2 hojně (*Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus denticulatus*). S výjimkou druhu *Chydorus sphaericus* však bývají zástupci této čeledi spíše až pozdními kolonizátory nově vytvořených habitatů (Jenkins & Buikema 1998, Louette & De Meester 2005). Nepřítomnost těchto převážně litorálních perlooček v úvodních fázích osidlování tůní může být vysvětlována nepřítomností vodních makrofyt. Nicméně i přes absenci vodních makrofyt obsahovaly tůně brzy dostatek strukturálních elementů jako byl listový opad, větve a zbytky bylinné vegetace. Od počátku léta 2008 se do tůní navíc dostávala i terestrická vegetace přerůstající z břehů a v některých případech došlo též

k silnému zarostení vláknitými řasami. Důvodem praktické absence zástupců č. Chydoridae tak může být jejich nízký disperzní potenciál.

U tůní v permanentní podobě jsme registrovali kolonizaci 3 taxonů perlooček čeledi Daphniidae. Tento fakt je ve shodě s početnými zmínkami o zástupcích této čeledi jako o nejrychlejších kolonizátorech v rámci Cladocera (např. Cohen & Shurin 2003, Jenkins & Buikema 1998, Louette & De Meester 2004, 2005). Zaznamenaná neschopnost většiny perlooček vytvořit životaschopné populace mohla být způsobena inokulací *Daphnia curvirostris* a následným efektem priority (De Meester et al. 2002, Louette et al. 2008), který v takto malých nádržích silně omezoval pozdější efektivní kolonizaci dalšími druhy. Díky inokulaci perloočka tůně buď již od počátku obývala nebo případně představovala nejpravděpodobnějšího kandidáta na jejich osídlení. Přesto ani tento druh nedokázal vytvořit početnější populace ve všech tůních (viz obr. V – 1).

Záznamy o pozorování lasturnatek v průběhu kolonizace nově vytvořených nádrží nejčastěji uvádí jejich první výskyty až po několika měsících od zatopení (Cohen & Shurin 2003, Jenkins & Buikema 1998), což však neznamená, že by v určitých případech nemohla být kolonizace i okamžitá (Frisch et al. 2007, Jenkins & Underwood 1998, Vanschoenwinkel et al. 2008a, 2008b, 2009). V našem případě jsme lasturnatky zaznamenali až po deseti měsících. V rámci uvažovaných čtyř skupin zooplanktonu tak byly skupinou nejpomalejší. Přesto, pokud pomineme inokulovanou perloočku *Daphnia curvirostris*, právě *Notodromas monacha*, jediný druh, který lasturnatky zastupoval, byl jednoznačně nejúspěšnějším kolonizujícím druhem korýše (osídlil 13 z 18 tůní). Diverzita lasturnatek v rámci monitoringu tůní v nejbližším okolí nebyla dosud vyhodnocena, nicméně *Notodromas monacha* zde patří mezi dominující druhy (Juračka, osobní sdělení).

Buchanky a především pak jejich larvální stádia kolonizovaly některé z tůní velmi rychle. Byly tak nalezeny již ve vzorcích z prvních odběrů provedených u tůní v periodické i permanentní podobě. Mimořádně pohotové osidlování nových habitatů je u těchto korýšů dobře známo. Souvisí s jejich rychlým vývojem a schopností některých stádií dlouhodobě přežívat období vyschnutí nádrží a následně rychle reagovat na opětovné zatopení lokality (Frisch 2002, Frisch & Green 2007). V kolonizačních experimentech proto bývají nalézány už během prvních dnů až týdnů (Cáceres & Soluk 2002, Cohen & Shurin 2003, Frisch & Green 2007, Holland & Jenkins 1998, Jenkins & Buikema 1998). Ačkoliv byly další nálezy buchank a jejich larev během prvních devíti měsíců sledování spíše nahodilé a ani později nedosahovaly vysokých abundancí, zdá se, že i přesto došlo v několika tůních k vytvoření perspektivních populací. Za jejich nespojitým výskytem lze totiž hledat životní cyklus s letní



diapauzou, a to přinejmenším u 2 z nalezených druhů (*Cyclops strenuus*, *Eucyclops serrulatus*, osobní pozorování). Nalezené 3 druhy tvořily 33 % uvažovaného regionálního species pool a byly rovněž jeho součástí. S výjimkou *Mesocyclops leuckarti* šlo o druhy hojné.

U vířníků se potvrdil předpoklad, že v daném typu stojatých vod, podobně jako ve většině jiných, jsou co do abundancí i počtu druhů nejvýznamnější skupinou zooplanktonu (např. Pithart et al. 2007). V rámci zooplanktonu rovněž drží primát v rychlosti pasivní kolonizace nových habitatů. První zástupci vířníků jsou schopni kolonizovat nové habitaty již v průběhu několika dní (Holland & Jenkins 1998, Jenkins & Buikema 1998). Mezi takovými taxony jsou často uváděny např. rody *Brachionus*, *Cephalodella*, *Lecane*, *Lepadella* a skupina Bdelloidea (Cáceres & Soluk 2002, Cohen & Shurin 2003, Frisch & Green 2007, Holland & Jenkins 1998). Stejně taxony patřily mezi první kolonizující i během našeho sledování. V společenstvu zooplanktonu periodických tůní vířníci zcela dominovali, patrně v souvislosti s praktickou absencí perlooček a buchanek, jež jsou jejich významnými kompetitory, respektive predátory (např. Devetter & Sed'a 2008). Výsadní postavení vířníků bylo zjevné i u tůní v permanentní podobě. 28 taxonů, které v nich byly nalezeny, tvořilo 62 % regionálního species pool. Celých 6 z těchto taxonů nebylo v okolních tůních nalezeno. Důvodem jejich nedoložení však mohla být, vzhledem k populační dynamice a epizodickým bouřlivým nárůstům abundancí, nedostatečnost provzorkování v průběhu sezóny. S výjimkou *Resticula gelida* patřily všechny druhy, které dlouhodobě dominovaly ve sledovaných tůních (*Brachionus angularis*, *Cephalodella* cf. *gibba*, *Keratella testudo*, *Lecane closterocerca*, *Lepadella patella*, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta* gr. *tremula-oblonga*), též k nerozšířenějším a nejpočetnějším vířníkům i v pěti tůních v nejbližším okolí.

V rámci uvažovaných čtyř skupin zooplanktonu jsme zaznamenali výskyt 14 taxonů u periodických a 37 taxonů u permanentních tůní, přičemž většina z nich tvořila též regionální species pool, který byl zastoupen 69 taxony (Juračka & Šorf, nepublikováno). Z této skutečnosti vyvozujeme, že klíčovým procesem ustanovujícím druhové složení vznikajícího společenstva byla disperze na krátkou vzdálenost. Všechny zjištěné taxony perlooček, lasturnatek, buchanek a většina druhů vířníků (s výjimkou *Brachionus budapestinensis*, *Brachionus variabilis*, *Cephalodella* cf. *auriculata*, *Filinia terminalis*, *Pleurotrocha petromyzon* a *Resticula gelida*) byly zaznamenány též během faunistického výzkumu na území CHKO, který proběhl v případě Cladocera a Copepoda od poloviny 90. let 20. století do roku 2006 (Omesová 2006) a v případě Ostracoda (Symonová 2006) a Rotifera

(Devetter 2006) v roce 2004. Přítomnost několika nalezených druhů vířníků, jejichž výskyt na Kokořínsku dokládáme jako první, nepovažujeme za nutný doklad dálkové disperze.

Přes relativně vysoký počet taxonů, jež kolonizovaly tůň jako celek, byly hodnoty průměrných počtů taxonů nalezených v jednotlivých tůních nižší než v tůních okolních (viz. tab. I – 1). Oproti experimentálním má však většina těchto tůní výrazně větší plochu a objem zadržované vody, což jsou faktory pozitivně ovlivňující druhové bohatství (Biggs et al. 2005, Frisch et al. 2006). Jedinou srovnatelně velkou tůní je o čtyři roky starší tůň „KOK37“. Pokud bychom uvažovali, že tůň tohoto stáří již obsahuje společenstvo se zhruba ustáleným počtem taxonů (Louette et al. 2008), tak by se sledované tůně z hlediska počtu taxonů koryšů stále nacházely ve fázi ustanovování společenstva, jež je charakterizována graduálním nárůstem počtu druhů v čase (Louette & De Meester 2005). Z hlediska počtu taxonů vířníků bychom však tůně mohli hodnotit již jako vyvinuté.

Srovnáním počtu taxonů zooplanktonu, které kolonizovaly tůně v permanentní podobě, s regionálním species pool (54 %) a porovnáním s výsledky obdobných studií (Cáceres & Soluk 2002, Cohen a Shurin 2003, Jenkins & Buikema 1998, Louette et al. 2008) docházíme k závěru, že rychlost kolonizace byla v našem případě srovnatelná. Vliv izolovanosti tůní v krajině by se snad mohl projevit v případě, kdy by do uvažovaného species pool byly zahrnuty i taxony z tůní mimo údolí Liběchovky.

Během čtyřletého období sledování vytvořených tůní nebyly v jejich blízkosti nikdy pozorovány vodní ptáci. Malá atraktivita pro tyto případné vektory disperzních stádií je nejspíše dána velmi malou velikostí nádrží, neboť větší tůně na Kokořínsku jsou běžně využívány kachnou divokou (*Anas platyrhynchos*) (Juračka, osobní sdělení). Vedle větších druhů vodního hmyzu (Van de Meutter et al. 2008), velmi hojná byla např. znakoplavka *Notonecta glauca*, mohli roli případných živočišných vektorů sehrát obojživelníci (*Pelophylax ridibundus*, *Rana temporaria*, *Bombina bombina*), kteří se na lokalitě objevili ihned po zatopení tůní a později je i využívali ke svému rozmnožování, a plazi (v letním období 2008 byly tůně obývány několika juvenilními jedinci *Natrix natrix*). Velmi výrazný potenciál pro přenos disperzních stádií však měly početné skupiny prasete divokého (*Sus scrofa*) (Vanschoenwinkel et al. 2008a), které tyto i okolní tůně pravidelně využívaly kvůli napájení (vlastní pozorování). Mezi první kolonizující taxony však patřily především ty, u nichž je doložena schopnost šíření větrem a deštěm (Jenkins & Underwood 1998).

## 4.2 Význam lokálních faktorů pro vývoj společenstva zooplanktonu

Sledované tůně v permanentní podobě se navzdory stejné velikosti, stáří i lokalizaci v krajině odlišovaly složením společenstva zooplanktonu, které je obývalo. Tato variabilita byla registrována jednak na úrovni druhového složení a jednak na úrovni abundancí. Rozdílný vývoj na stejných lokalitách bývá považován za následek stochastických událostí v kolonizační historii jednotlivých habitatů (Jenkins & Buikema 1998), které ovlivňují mezidruhové interakce v počáteční fázi ustanovování společenstva, např. prostřednictvím efektu priority (De Meester et al. 2002). V reálných podmínkách však nelze docílit toho, aby se prostředí typů tůní dokonale shodovala napříč všemi myslitelnými parametry, což otevírá možnost část pozorované variability vysvětlit.

Prostřednictvím mnohorozměrné analýzy RDA jsme za pomoci 13 faktorů, jež byly měřeny v reálných podmínkách v průběhu sledování, se signifikantním výsledkem vysvětlili 21,3 % této variability. Nejvýznamnějšími z testovaných faktorů byly koncentrace chlorofylu *a*, gradient polohy tůní ve směru jih - sever, abundance koretry *Chaoborus crystallinus* a procentické nasycení O<sub>2</sub> ( $P < 0,01$ ). Tyto čtyři proměnné prostředí ovlivnily strukturu společenstva největší měrou a dohromady vysvětlily 12,2 % variability v souboru dat o taxonech. Většina celkové variability tedy zůstala nevysvětlena. Vedle vlivu stochastických událostí, které zasahovaly do vytváření společenstva, a vlivu mezidruhových interakcí předpokládáme, že část této nevysvětlené variability může být též výsledkem dalších, námi nepostihnutých gradientů prostředí, např. rozdílů v množství dostupných živin.

Ostatní z měřených faktorů (teplota, konduktivita, nasycení O<sub>2</sub>, pH, maximální hloubka, design inokulace, náchylnost ke kumulaci opadu a zastínění tůní) byly naopak testovány s nesignifikantním výsledkem. Především v případě pH a teploty si hodnoty změřené napříč tůněmi v konkrétním čase natolik odpovídaly, že reakce na jejich gradient ze strany zooplanktonu zůstala prakticky bez odezvy (viz obr. 3). Přitom právě teplota je zásadní charakteristikou ovlivňující rychlost vývoje planktonních bezobratlých (Castro et al. 2005, Hubet et al. 2010, Munro 1974). Nic na tomto faktu nezměnilo ani větší rozmezí teplot mezi tůněmi v letních měsících, které si vysvětlujeme rozdílnou mírou zástinu, ani významné rozdíly v intenzitě fotosyntetické aktivity zastoupené koncentrací chlorofylu *a*, které nutně ovlivňovaly hodnoty pH.

Biotickým faktorem, který signifikantně ovlivňoval vývoj vířníků, tedy větší části společenstva, byla přítomnost perloočky *Daphnia curvirostris*. Její abundance výrazně negativně korelovala s koncentrací chlorofylu *a* a rovněž s abundancemi většiny taxonů

vířníků (především se zástupci rodů *Brachionus* a *Lecane* a s druhy *Cephalodella cf. gibba*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca squamula* a *Polyarthra dolichoptera*). Někteří vířníci (*Polyarthra dolichoptera*, *Notholca squamula* a *Cephalodella cf. gibba*) byli vedle negativního vztahu k abundanci perloočky a pozitivního vztahu k množství chlorofylu *a* též pozitivně ovlivněni hodnotou nasycení O<sub>2</sub>. Tyto interakce dobře odpovídají známým kompetičním vztahům mezi vířníky a perloočkami r. *Daphnia* (např. Conde-Porcuna 2000, Urabe 1992). Vliv perloočky na fytoplankton v případech její vysoké abundance dobře dokládá i pozorovaný výskyt fáze clear-water (Lampert et al. 1986).

Druhým signifikantním biotickým faktorem ovlivňujícím především vířníky byla abundance koretry *Chaoborus crystallinus* (viz obr. IV – 1), se kterou byly pozitivně korelovány druhy *Anuraeopsis fissa*, *Epiphanes senta*, *Keratella testudo*, *Synchaeta pectinata* a *Synchaeta gr. tremula-oblonga* (obr. 5). Interpretace tohoto vztahu je však nejasná. Koretry r. *Chaoborus* sice mohou populace vířníků pozitivně ovlivňovat díky predaci perlooček, které jsou vzhledem k vířníkům ve vztahu kompetičním, případně díky predaci buchanek, které jsou s vířníky ve vztahu predátor – kořist (Croteau et al. 2003, Louette a kol. 2006, Pagano et al. 2003), avšak v našem případě nebyl zjištěn mezi abundancí koretry a abundancemi *D. curvirostris* a buchanek negativní vztah. Možným vysvětlením neutrálního vztahu zmíněných vířníků vůči abundanci perloočky a vůči koncentraci chlorofylu *a* by mohlo být kompetiční zvýhodnění oproti ostatním nalezeným zástupcům Rotifera při nízkých koncentracích fytoplanktonu. Nicméně vířníci r. *Synchaeta* a druh *Anuraeopsis fissa* preferují spíše vyšší koncentrace potravy (Devetter & Sed'a 2005, Sarma et al. 2008). Dalším možným vysvětlením je přímá predace některých druhů vířníků mladšími larválními instancemi koretry (Berendonk & Bonsall 2002).

Z uvedených zjištění o biotických faktorech usuzujeme, že během úvodních 17 měsíců vývoje společenstva zooplanktonu byla jeho struktura ovlivněna ve větší míře spíše kompetičními vztahy (mezi vířníky a *D. curvirostris* a mezi vířníky navzájem) než vztahy predanými. Skutečnost, že vliv buchanek jako důležitých predátorů vířníků nebyl signifikantní (Brandl 2005, Devetter 1998), si vysvětlujeme zjištěnými malými abundancemi těchto klanonožců a především převahou jejich herbivorních larválních stádií.

Z abiotických faktorů byl, vedle již zmíněného procentického nasycení O<sub>2</sub>, signifikantní vliv na společenstvo prokázán u polohy tůní na gradientu jih – sever. Pozitivní korelace se projevila především u druhu *Keratella cochlearis*. Význam tohoto gradientu si dáváme do souvislosti s polohou tůní v údolí Liběchovky, jež je orientováno právě tímto směrem. V případě, že klíčovým procesem ustanovujícím druhové složení vznikajícího

společenstva byla disperze na krátkou vzdálenost, mohl by daný gradient odrážet směr toku disperzních stádií z tůní ležících v severnější nebo jižnější části údolí. Vliv polohy kolonizovaných nádrží zaznamenali též Cáceres & Soluk (2002) a Allen (2007). Naopak Cohen & Shurin (2003) dokládají slabou závislost rychlosti kolonizace nových nádrží na vzdálenosti od nádrže zdrojové a považují osidlování na škále sledovaného území jako stejně intenzivní. Vliv gradientu jih – sever však v našem případě podpořila i klastrová analýza, provedená na základě rozdělení tůní dle podobnosti složení jejich zooplanktonního společenstva. Čtyři výsledné skupiny tůní se dají popsat na základě dvou faktorů, kterými jsou design inokulace perlooček a právě zmiňovaná poloha na gradientu jih – sever. První skupina (B2, B3, C2, C4, D1, D3, D4, E1, E3 a E4) sdružuje tůně v jižní části lokality, u kterých, vyjma tůní D4 a E3, proběhla inokulace perlooček, druhá skupina (A1 a A3) sdružuje inokulované tůně v severní části lokality, třetí skupina (D2) zahrnuje jednu neinokulovanou tůň v jižní části lokality a čtvrtá skupina (A2, A4, B1, B4 a C3) sdružuje neinokulované tůně v severní části lokality. Korelace jednotlivých skupin s gradientem jih – sever, inokulací a s gradientem chlorofylu *a* (neinokulované tůně) je dobře patrná na obr. 4.

Výrazné rozdíly v zabarvení vody, které jsme od počátku sledování považovali za jasný doklad difference tůní, nemusely nutně deklarovat též rozdíly ve složení společenstva zooplanktonu. Vedle odlišností způsobených přítomností fytoplanktonu (odstíny zelené) bylo totiž toto zabarvení způsobeno především odlišnou intenzitou akumulace listového opadu na dně tůní a následným uvolňováním huminových kyselin (tmavá barva). Jelikož dekompozice opadu významně snižuje množství rozpuštěného kyslíku a s ním spojený zástin omezuje fotosyntézu (Pithart et al. 2007), byly vlivy těchto dvou proměnných testovány. Výsledek však byl u obou nesignifikantní. Vliv opadu se přesto projevil v rozvolnění vztahu mezi abundancí *Daphnia curvirostris* a průhledností (obr. 3).

#### 4.3 Nález vířníka *Resticula gelida* (Harring et Myers, 1922)

V průběhu kolonizace tůní byl zaznamenán výskyt zajímavého zástupce vířníků, druhu *Resticula gelida*. Tento vířník z čeledi Notomadidae byl popsán roku 1922 Harringem a Myersem v USA. První zmínka o jeho výskytu na území ČR pochází ze 40. let 20. století od Josefa Donnera (Donner 1955). Ten popisuje druh ze dvou lokalit – z „tůně u Derflic“ na Znojemsku a z „kaluže na louce u Kravího kopce“ u nedalekých Tasovic. Donner si však správnou determinací nalezeného taxonu nebyl zcela jist. Ačkoliv byly na našem území i v pozdější době obdobné lokality nadále zkoumány, a to včetně oblasti jižní Moravy, nedošlo nikdy k definitivnímu potvrzení výskytu tohoto taxonu (Přikryl, osobní sdělení).

Ze sedmi popsaných druhů rodu *Resticula* (Segers 2007) figurují na „Seznamu vířníků (Rotifera) České republiky“ (Devetter, nepublikováno) druhy tři – *R. gelida* (Harring et Myers, 1922), *R. melandocus* (Gosse, 1887) a *R. plicata* (Wulfert, 1935) – přičemž všechny jsou zařazeny i do „Červeného seznamu ohrožených druhů České republiky“ (Devetter 2005). Vířníci jsou druhově velmi početnou skupinou a o výskytu jednotlivých taxonů v ČR (stejně jako i jinde ve světě) máme jen velmi hrubou představu. Z tohoto důvodu byli do výše zmíněného seznamu zařazeni jednak vířníci obývajcí mimořádně zranitelné biotopy a jednak druhy s velmi malým počtem historických nálezů, což je případ zástupců rodu *Resticula*. Druh *Resticula gelida* ale nebyl jediným nalezeným taxonem figurujícím na tomto seznamu, zaznamenali jsme též nepočtený výskyt vířníků *Pleurotrocha petromyzon* (určen jen na základě kousacího ústrojí, obr. VII – 2) a *Lecane flexilis*.

S ohledem na nízký stav poznání tedy nelze vyloučit ani možnost, že *Resticula gelida*, stejně jako některé další druhy, může být ve skutečnosti druhem jen zdánlivě vzácným. V tomto konkrétním případě může být vzácnost důsledkem obtížné rozpoznatelnosti, ekologie druhu a především výskytu v málo vzorkovaném prostředí. Pro tuto možnost by svědčil i fakt, že jde nejspíše o taxon kosmopolitní. Záznamy o jeho jednotlivých nálezech jsou již známy z palearktické, nearktické, neotropické, australské i antarktické biogeografické oblasti (Segers 2007). Navzdory šíři areálu jde však i v současné době o nálezy vesměs vzácné (Basińska & Kuczyńska-Kippen 2009, Virro & Haberman 2005), jež jsou mnohdy zároveň i prvonálezy pro území daného státu (Altindağ & Yiğit 2001, Sarma & Elías-Gutiérrez 1999). Druh je obecně považován za obyvatele litorálu a perifytonu menších stojatých či pomalu tekoucích vod (např. Donner 1955, Basińska & Kuczyńska-Kippen 2009, Sarma & Elías-Gutiérrez 1999) s preferencí k chladnějším teplotám (Virro & Haberman 2005). Nacházen je však i v litorálu velkých nádrží (Altindağ & Yiğit 2001, Virro & Haberman 2005).

V našem případě jsme tohoto vířníka poprvé našli v jednom ze vzorků z 10.1.2007 (B4). Následně se rychle rozšířil a stal se jedním z nejúspěšnějších zooplanktonních kolonizátorů v tůních v jejich periodické podobě. Navzdory své vzácnosti pak paradoxně patřil k dominujícím druhům ve většině vzorků ze všech následujících odběrů až do úplného vyschnutí tůní (poslední záznam je z 27.4.2007). Největší početnosti dosáhl ve vzorcích z února a března 2007, přičemž jeho maximální zaznamenaná abundance převyšovala  $800 \text{ ind}\cdot\text{l}^{-1}$ .

U tůní v permanentní podobě byl výskyt *Resticula gelida* zaznamenán pouze v jednom vzorku z 12.3.2008 (D3) a v jednom vzorku z 21.5.2008 (E4). V obou případech šlo o několik málo jedinců. V mnohorozměrných analýzách přesto jeho výskyt jasně negativně koreloval s koncentrací kyslíku u hladiny (obr. 3). Výjimku tvořily tůně C1 a E2, u kterých došlo k protržení hydroizolační fólie, a tedy i k zachování původního periodického charakteru. Pouze zde jsme v březnu 2008, 2009 a 2010 pravidelně zaznamenávali hojné výskyty. Vířník byl navíc v březnu 2009 nalezen též v kaluži, která se na lokalitě v době tání sněhu začala pravidelně vytvářet na místě mělké sníženiny vzniklé během úprav terénu při budování tůní v roce 2006.

Zjištěné poznatky dobře korespondují s výše zmíněnou představou druhu obývajícího litorál a mělké nádrže, a to především v době nižší teploty vody. Tento vířník se však také projevoval jako velmi pohotový a úspěšný kolonizátor jarních periodických tůní. V tůních permanentních byl naopak vzácný, snad z důvodu vytlačení kompetičně zdatnějšími druhy.

Pro druhovou determinaci taxonu byly využity znaky na živých jedincích, jak je popisuje Bartoš (1959) a Koste (1978). Vířník má průhledné, protáhlé, úzké tělo s ohebnou kutikulou (viz obr. VII – 3). Z tohoto důvodu dochází při fixaci formaldehydem k jeho stažení a deformaci (obr. VII – 6). Jedinou dobře se zachovávající strukturou je pak pouze typické virgátní kousací ústrojí (obr. VII – 5). V živých vzorcích se nám podařilo vedle samic zachytit též samce (obr. VII – 4) a trvalá vajíčka (obr. VII – 7).

V rámci dílčích studií projektu BIOPOOL bylo uskutečněno hned několik zajímavých nálezů zooplanktonních organismů. Na území Belgie byl poprvé doložen výskyt perlooček *Daphnia atkinsoni* a *Treptocephala ambigua* (Louette & De Meester 2004), na území ČR byl poprvé doložen výskyt buchanky *Cyclops heberti* (Fott & Krajíček, nepublikováno) a z Kokořínska je v současné době popisován pro vědu nový druh hrotnatky – *Daphnia hrbaceki* sp. nov. (Juračka et al., submitted). Studium tůní a organismů, které je obývají, bude dozajista i v budoucnu přinášet mnoho nových, zajímavých poznatků.

## 5. Závěr

U sledovaných tůní bylo navzdory očekávaným pomalým rychlostem kolonizace pozorováno okamžité osídlení zooplanktonními organismy (doklady již v prvních odběrech). Přes evidentně dobrý disperzní potenciál některých zástupců Cladocera, Copepoda a Rotifera však v prvních měsících jednoznačně dominovala jen poslední ze tří jmenovaných skupin, a to jak co do počtu jedinců, tak co do počtu druhů. Ostatní dvě skupiny za dané období (5 měsíců sledování periodických tůní a 17 měsíců sledování permanentních tůní) nevytvořily početně významnější populace. Jediný zástupce Ostracoda se objevil až po 10 měsících vývoje společenstva v tůních, přesto se jako jediný z přirozeně kolonizujících koryšů vyskytoval ve větších abundancích (až stovky  $\text{ind}\cdot\text{l}^{-1}$ ). Vysvětlením relativně neúspěšného zakládání populací u koryšů by mohl být efekt priority způsobený inokulovanou perloočkou *Daphnia curvirostris*, která je, započítáme-li larvální stádia buchaneč, potravním konkurentem všech čtyř uvažovaných skupin zooplanktonu.

Kolonizace periodických tůní měla až do období vysychání obdobný průběh jako kolonizace permanentních tůní, jen se jí účastnil menší počet taxonů. V obou případech jsme ve stejném období (listopad – duben) registrovali postupný nárůst počtu druhů, mezi kterými dominovali vířníci. Jedním z nejrozšířenějších a nejpočetnějších vířníků byl i druh *Resticula gelida*, jehož nález byl prvním spolehlivým dokladem o výskytu na území ČR.

Zhodnocen byl rovněž možný vliv regionálních a lokálních faktorů na vývoj společenstva. Na základě srovnání nalezených taxonů s regionálním species pool (druhy tůní v okolí do 3 km) bylo zjištěno, že složení společenstva podmiňoval především výskyt či absence kolonizujících taxonů v regionu. Taxony, které byly nalezeny pouze ve sledovaných tůních a v nejbližším okolí nikoliv, jsou doloženy alespoň z jiných tůní na Kokořínsku, popř. se jedná o takové, jež jsou vzhledem k obvykle nízkým abundancím obtížně registrovatelné. Společenstvo tedy bylo utvářeno pravděpodobně disperzí na krátkou vzdálenost.

Z lokálních faktorů jsme největší vliv na vývoj společenstva zooplanktonu zjistili u koncentrace chlorofylu *a*, polohy tůní (severo-j jižní gradient), abundance koretry *Chaoborus crystallinus* a procentického nasycení kyslíkem. To dokládá, že druhy kolonizující tůně v nich byly dále ovlivňovány jak místními abiotickými podmínkami, tak mezidruhovými interakcemi, tedy kompeticí, predací a možným efektem priority.



Jelikož vybudované nádrže vznikly jako součást rozsáhlé sítě tůní podporujících lokální populace obojživelníků, věříme, že námi získané poznatky o vývoji jejich společenstev mohou být užitečné i pro ochrannou praxi.

## Seznam citované literatury

- Allen, M. R.** (2007): Measuring and modeling dispersal of adult zooplankton. *Oecologia* 153: 135-147.
- Altındağ, A. & Yiğit, S.** (2001): A short list of rotifers from Turkey. *Zoology in the Middle East* 22: 129-132.
- Amoros, C.** (1984): Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales françaises 5: Crustacés Cladocères. *Bulletin de la société linneenne de Lyon* 53(3 et 4): 72-145.
- Bartoš, E.** (1959): Vřívníci – Rotatoria. In: Koniar, P. (ed.): *Fauna ČSR*, Vol. 15. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha: 972 pp.
- Basińska, A. & Kuczyńska-Kippen, N.** (2009): Differentiated macrophyte types as a habitat for rotifers in small mid-forest water bodies. *Biologia* 64(6): 1100-1107.
- Berendonk, T. U. & Bonsall, M. B.** (2002): The phantom midge and comparison of metapopulation structures. *Ecology* 83(1): 116-128.
- Beisner, B. E. & Peres-Neto, P. R.** (2009): Seasonal trophic dynamics affect zooplankton community variability. *Freshwater Biology* 54: 2351-2363.
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P. & Weatherby, A.** (2005): 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15: 693-714.
- Bilton, D. T., Freeland, J. R. & Okamura, B.** (2001): Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159-181.
- Blaustein, L. & Schwartz, S. S.** (2001): Why study ecology in temporary pools?. *Israel Journal of Zoology* 47: 303-312.
- Bohonak, A. J. & Jenkins, D. G.** (2003): Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6: 783-796.
- Bohonak, A. J. & Whiteman, H. H.** (1999): Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca): effect of hydroperiod and salamanders. *Limnology and Oceanography* 44(3): 487-493.
- Boix, D., Sala, J., Quintana, X. D. & Moreno-Amich, R.** (2004): Succession of the animal community in a Mediterranean temporary pond. *Journal of the North American Benthological Society* 23(1): 29-49.
- Brandl, Z.** (2005): Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia* 546: 475-489.
- Brendonck, L.** (1996): Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85-97.
- Brendonck, L. & De Meester, L.** (2003): Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65-84.

- Brendonck, L. & Riddoch, B. J.** (1999): Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87-95.
- Cáceres, C. E. & Soluk, D. A.** (2002): Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131: 402-408.
- Caley, M. J. & Schluter, D.** (1997): The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78(1): 70-80.
- Castro, B. B., Antunes, S. C., Pereira, R., Soare A. M. V. M. & Gonçalves, F.** (2005): Rotifer community structure in three shallow lakes: seasonal fluctuations and explanatory factors. *Hydrobiologia* 543: 221-232.
- Cohen, G. M. & Shurin J. B.** (2003): Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603-617.
- Colburn, E. A.** (2004): Vernal pools: natural history and conservation. The McDonald & Woodward Publishing Company, Blackburg, Granville: 426 pp.
- Cole, G. A.** (1966): Contrasts among calanoid copepods from permanent and temporary ponds in Arizona. *American Midland Naturalist* 76(2): 351-368.
- Conde-Porcuna, J. N.** (2000): Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in laboratory study. *Freshwater Biology* 44: 423-430.
- Cottenie, K. & De Meester, L.** (2004): Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology* 85(1): 114-119.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L.** (2003): Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. *Ecology* 84(4): 991-1000.
- Croteau, M.-N., Hare, L. & Marcoux, P.** (2003): Feeding patterns of migratory and non-migratory fourth instar larvae of two coexisting *Chaoborus* species in an acidic and metal contaminated lake: importance of prey ingestion rate in predicting metal bioaccumulation. *Archiv für Hydrobiologie* 158(1): 57-74.
- Dahms, H.-U.** (1995): Dormancy in Copepoda – an overview. *Hydrobiologia* 306: 199-211.
- De Meester, L., Gómez, A., Okamura, B. & Schwenk, K.** (2002): The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23: 121-135.
- De Stasio, B. T.** (1989): The seed bank of a freshwater crustacean: Copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70(5): 1377-1389.
- De Stasio, B. T.** (2004): Diapause in calanoid copepods: within-clutch hatching patterns. *Journal of Limnology* 63(1): 26-31.
- Devetter, M.** (1998): Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake. *Hydrobiologia* 387/388: 171-178.

- Devetter, M.** (2005): Rotifera (vířníci). In: Farkač, J., Král, D. a Škorpík, M. (eds.): Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha: 49-56.
- Devetter, M.** (2006): Planktonní vířníci (Rotifera) Kokořínska. *Bohemia centralis* (27): 27-33.
- Devetter, M. & Sed'a, J.** (2005): Decline of clear-water rotifer populations in a reservoir: the role of resource limitation. *Hydrobiologia* 546: 509-518.
- Devetter, M. & Sed'a, J.** (2008): The relative role of interference competition in regulation of a rotifer community during spring development in a eutrophic reservoir. *International Review of Hydrobiology* 93(1): 31-43.
- Donner, J.** (1955): Zur Rotatorienfauna Südmährens. Abschluß. *Österreichische Zoologische Zeitschrift* 5: 30-117.
- Fahd, K., Serrano, L. & Toja, J.** (2000): Crustacean and rotifer composition of temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain) during floods. *Hydrobiologia* 436: 41-49.
- Figuerola, J. & Green, A. J.** (2002): Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483-494.
- Figuerola, J., Green, A. J. & Michot, T. C.** (2005): Invertebrate eggs can fly: evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *The American Naturalist* 165(2): 274-280.
- Frisch, D.** (2002): Dormancy, dispersal and survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwater Biology* 47: 1269-1281.
- Frisch, D., Moreno-Ostos, E. & Green, A. J.** (2006): Species richness and distribution of copepods and cladocerans and their relation to hydroperiod and other environmental variables in Doñana, south-west Spain. *Hydrobiologia* 556: 327-340.
- Frisch, D. & Green, A. J.** (2007): Copepods come in first: rapid colonization of new temporary ponds. *Fundamental and Applied Limnology* 168(4): 289-297.
- Frisch, D., Green, A. J. & Figuerola, J.** (2007): High dispersal capacity of broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences* 69: 568-574.
- Frisch, D. & Threlkeld, S. T.** (2005): Flood-mediated dispersal versus hatching: early recolonisation strategies of copepods in floodplain ponds. *Freshwater Biology* 50: 323-330.
- Hairston, N. G., Jr., Van Brunt, R. A., Kearns, C. M. & Engstrom, D. R.** (1995): Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76 (6): 1706-1711.
- Hampel, H. & Declerck, S.** (2003, nepublikováno): Integrated management tools for water bodies in agricultural landscapes (MANSCAPE): protocol for sampling and sample analysis, Federal Science Policy: 31 pp.

- Havel, J. E., Colbourne, J. K. & Hebert, P. D. N.** (2000): Reconstructing the history of intercontinental dispersal in *Daphnia lumholtzi* by use of genetic markers. *Limnology and Oceanography* 45(6): 1414-1419.
- Havel, J. E. & Shurin, J. B.** (2004): Mechanism, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* 49(4): 1229-1238.
- Holland, T. A. & Jenkins, D. G.** (1998): Comparison of processes regulating zooplankton assemblages in new freshwater pools. *Hydrobiologia* 387/388: 207-214.
- Hrušková, L.** (2010): Fytoplankton experimentálních tůní: kolonizace a sezónní vývoj. Karlova Univerzita v Praze, diplomová práce.
- Huber, V., Adrian, R. & Gerten, D.** (2010): A matter of timing: heat wave impact on crustacean zooplankton. *Freshwater Biology* 55: 1769-1779.
- Jenkins, D. G. & Buikema, A. L.** (1998): Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecological Monographs* 63(3): 421-443.
- Jenkins, D. G. & Underwood, M. O.** (1998): Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiologia* 387/388: 15-21.
- Juračka, P. J., Kořínek, V. & Petrusek, A.** (submitted): A new Central European species of the *Daphnia curvirostris* complex, *Daphnia hrbaceki* sp. nov. (Cladocera, Daphniidae). *Zootaxa*.
- Kořínek, V.** (2005, nepublikováno): Dichotomický klíč perlooček (Cladocera) České republiky: 38 pp.
- Koste, W.** (1978): Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart (2 vols): 673 pp., 234 pls.
- Lahr, J., Diallo, A.O., Ndour, K. B., Badji, A. & Diouf, D. S.** (1999): Phenology of invertebrates living in a sahelian temporary pond. *Hydrobiologia* 405: 189-205.
- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H. & Taylor, B. E.** (1986): Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* 31(3): 478-490.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A.** (2004): The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Louette, G. & De Meester, L.** (2004): Rapid colonization of a newly created habitat by cladocerans and the initial build-up of a *Daphnia*-dominated community. *Hydrobiologia* 513: 245-249.
- Louette, G. & De Meester, L.** (2005): High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology* 86(2): 353-359.
- Louette, G., De Meester, L. & Declerck, S.** (2008): Assembly of zooplankton communities in newly created ponds. *Freshwater Biology* 53: 2309-2320.

- Louette, G., Vander Elst, M. & De Meester, L.** (2006): Establishment success in young cladoceran communities: an experimental test. *Limnology and Oceanography* 51(2): 1021-1030.
- Medley, K. A. & Havel, J. E.** (2007): Hydrology and local environmental factors influencing zooplankton communities in floodplain ponds. *Wetlands* 27(4): 864-872.
- Munro, I. G.** (1974): The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of copepods, *Cyclops vicinus* Uljanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars. *Oecologia* 16: 355-367.
- Næss, T. a Nilssen, J. P.** (1991): Diapausing fertilized adults – a new pattern of copepod life cycle. *Oecologia* 86: 368-371.
- Obertegger, U., Braioni, M. G., Arrighetti, G. & Flaim, G.** (2006): Trophi morphology and its usefulness for identification of formalin-preserved species of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae). *Zoologischer Anzeiger* 245: 109-120.
- Omesová, M.** (2006): Perloočky a klanonožci (Crustacea: Cladocera, Copepoda) CHKO Kokořínsko. *Bohemia centralis* 27: 167-177.
- Pagano, M., Koffi, M. A., Cecchi, P., Corbin, D., Champalbert, G. & Sain-Jean, L.** (2003): An experimental study of the effects of nutrient supply and *Chaoborus* predation on zooplankton communities of a shallow tropical reservoir (Lake Brobo, Côte d'Ivoire). *Freshwater Biology* 48: 1379-1395.
- Pithart, D., Pichlová, R., Bílý, M., Hrbáček, J., Novotná, K. & Pechar, L.** (2007): Spatial and temporal diversity of small shallow waters in river Lužnice floodplain. *Hydrobiologia* 584: 265-275.
- Porst, G. & Irvine, K.** (2009): Distinctiveness of macroinvertebrate communities in turloughs (temporary ponds) and their response to environmental variables. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 456-465.
- Příkryl, I. & Bláha, M.** (2007, nepublikováno): Klíče středoevropských Cyclopidae a Diaptomidae, 50 pp.
- Ripley, B. J. & Simovich, M. A.** (2009): Species richness on islands in time: variation in ephemeral pond crustacean communities in relation to habitat duration and size. *Hydrobiologia* 617: 181-196.
- Rossi, V., Bartoli, M., Bellavere, C., Gandolfi, A., Salvador, E. & Menozzi, P.** (2004): *Heterocypris* (Crustacea: Ostracoda) from the Isole Pelagie (Sicily, Italy): hatching phenology of resting eggs. *Italian Journal of Zoology* 71: 223-231.
- Sarma, S. S. S., Franco-Téllez, J. L. & Nandini, S.** (2008): Effect of algal food (*Chlorella vulgaris*) concentration and inoculation density on the competition among three planktonic Brachionidae (Rotifera: Monogononta). *Hydrobiológica* 18(1): 123-132.
- Sarma, S. S. S. & Elías-Gutiérrez, M.** (1999): Rotifers (Rotifera) from four natural water bodies of Central Mexico. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 29(4): 475-483.

- Segers, H.** (2007): Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera) with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa* 1564, Magnolia Press, Auckland: 1-104.
- Shurin, J. B.** (2000): Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology* 81(11): 3074-3086.
- Shurin, J. B., Windler, M., Adrian, R., Keller, W., Matthews, B., Paterson, A. M., Paterson, M. J., Pinel-Alloul, B., Rusak, J. A. & Yan, N. D.** (2010): Environmental stability and lake zooplankton diversity – contrasting effects of chemical and thermal variability. *Ecology Letters* 13: 453-463.
- Schröder, T.** (2005): Diapause in monogonont rotifers. *Hydrobiologia* 546: 291-306.
- Saiah, H. & Perrin, N.** (1990): Autumnal vs spring hatching in the fairy shrimp *Siphonophanes grubii* (Dybowski) (Crustacea: Anostraca): diversified bet-hedging strategy? *Functional Ecology* 4(6): 769-775.
- Stemberger, R. S.** (1995): Pleistocene refuge areas and postglacial dispersal of copepods of the northeastern United States. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(10): 2197-2210.
- Symonová, R.** (2006): Lasturnatky (Ostracoda, Crustacea) CHKO Kokořínsko. *Bohemia centralis* 27: 179-182.
- Urabe, J.** (1992): Midsummer succession of rotifer plankton in a shallow eutrophic pond. *Journal of Plankton Research* 14(6): 851-866.
- Urban, M. C., Leibold, M. A., Amarasekare, P., De Meester, L., Gomulkiewicz, R., Hochberg, M. E., Klausmeier, C. H., Loeuille, N., de Mazancourt, C., Norberg, J., Pantel, J. H., Strauss, S. Y., Vellend, M. & Wade, M. J.** (2008): The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends in Ecology and Evolution* 23(6): 311-317.
- Van de Meutter, F., De Meester, L. & Stoks, R.** (2007): Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. *Ecology* 88(7): 1687-1695.
- Van de Meutter, F., Stoks, R. & De Meester, L.** (2008): Size-selective dispersal of *Daphnia* resting eggs by backswimmers (*Notonecta maculata*). *Biology Letters* 4: 494-496.
- Vanschoenwinkel, B., De Vries, Ch., Seaman, M. & Brendonck, L.** (2007): The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. *Oikos* 116: 1255-1266.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Seaman, M. & Brendonck, L.** (2008b): Any way the wind blows – frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. *Oikos* 117: 125-134.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Seaman, M. & Brendonck, L.** (2009): Wind mediated dispersal of freshwater invertebrates in a rock pool metacommunity: differences in dispersal capacities and modes. *Hydrobiologia* 635: 363-372.

- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Vandewaerde, H., Seaman, M. & Brendonck, L.** (2008c): Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography* 31: 567-577.
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Vandecaetsbeek, T., Pineau, O., Grillas, P. & Brendonck, L.** (2008a): Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology* 53: 2264-2273.
- Virro, T. & Haberman, J.** (2005). Annotated list of rotifers of Lake Võrtsjärv. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. *Biology, Ecology* 54(1): 53-66.
- Waterkeyn, A., Vanschoenwinkel, B., Elsen, S., Anton-Pardo, M., Grillas, P. & Brendonck, L.** (2010): Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via footwear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20(5): 580-587.
- Williams, D. D.** (2006): *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford: 337 pp.



## Seznam příloh

- Obrázek I – 1: Okolí 3 km od sledované lokality.  
Obrázek I – 2: Vzhled tůní v periodické podobě.  
Obrázek I – 3: Přeměna tůní z periodické do permanentní podoby.
- Obrázek II – 1: Změny hodnot teploty u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.  
Obrázek II – 2: Změny hodnot nasycení kyslíkem u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.  
Obrázek II – 3: Změny hodnot pH u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.  
Obrázek II – 4: Změny hodnot průhlednosti v čase u tůní v permanentní podobě.  
Obrázek II – 5: Změny hodnot koncentrace chlorofylu *a* v čase u tůní v permanentní podobě.
- Obrázek III – 1: Hodnoty konduktivity (korekce na 25 °C) u hladiny u jednotlivých tůní v permanentní podobě.  
Obrázek III – 2: Hodnoty nasycení kyslíkem u hladiny u jednotlivých tůní v permanentní podobě.  
Obrázek III – 3: Hodnoty průhlednosti u jednotlivých tůní v permanentní podobě.  
Obrázek III – 4: Hodnoty koncentrace chlorofylu *a* u jednotlivých tůní v permanentní podobě.
- Obrázek IV – 1: Počet koreter *Chaoborus crystallinus* u jednotlivých tůních v permanentní podobě.  
Obrázek IV – 2: Počet druhů vířníků v čase u tůní v permanentní podobě.
- Obrázek V – 1: Schéma kolonizace tůní perloočkou *Daphnia curvirostris*.
- Obrázek VI – 1: Tůně jsou využívány skupinami prasete divokého (*Sus scrofa*) k napájení.  
Obrázek VI – 2: Zimní odběry.
- Obrázek VII – 1: *Lepadella ovalis* „2“.  
Obrázek VII – 2: *Pleurotrocha petromyzon* (Ehrenberg, 1830).  
Obrázek VII – 3: *Resticula gelida* (Harring et Myers, 1922) – samice.  
Obrázek VII – 4: *Resticula gelida* (Harring et Myers, 1922) – samec.  
Obrázek VII - 5: *Resticula gelida* – kousací ústrojí. A – pohled laterální, B - pohled ventrální  
Obrázek VII - 6: *Resticula gelida* – samice fixovaná ve formaldehydu.  
Obrázek VII - 7: *Resticula gelida* - trvalé vajíčko.
- Tabulka I - 1: Srovnání druhové diverzity zooplanktonu ve sledovaných tůních a tůních v okolí do 3 km.
- Tabulka II – 1: Přehled taxonů v planktonu nalézáných korýšů (Crustacea) zjištěných ve sledovaných tůních a v tůních v okolí do 3 km.  
Tabulka II – 2: Přehled taxonů vířníků (Rotifera) zjištěných ve sledovaných tůních a v tůních v okolí do 3 km.



**Obrázek I – 1: Okolí 3 km od sledované lokality.** V této vzdálenosti se nachází celkem pět tůní, KOK37-KOK41. Všechny tyto tůně byly vytvořeny za účelem podpory populací obojživelníků na území CHKO Kokořínsko. Zooplanktonní taxony v nich žijící jsme uvažovali jako regionální species pool. Z vyznačených vrstevnic je patrná poloha v zahluženém údolí Liběchovky. Obdobná umístění tůní v krajině jsou pro Kokořínsko typická. Dochází tak k jisté izolaci tůní v rámci jednotlivých údolí a roklí.

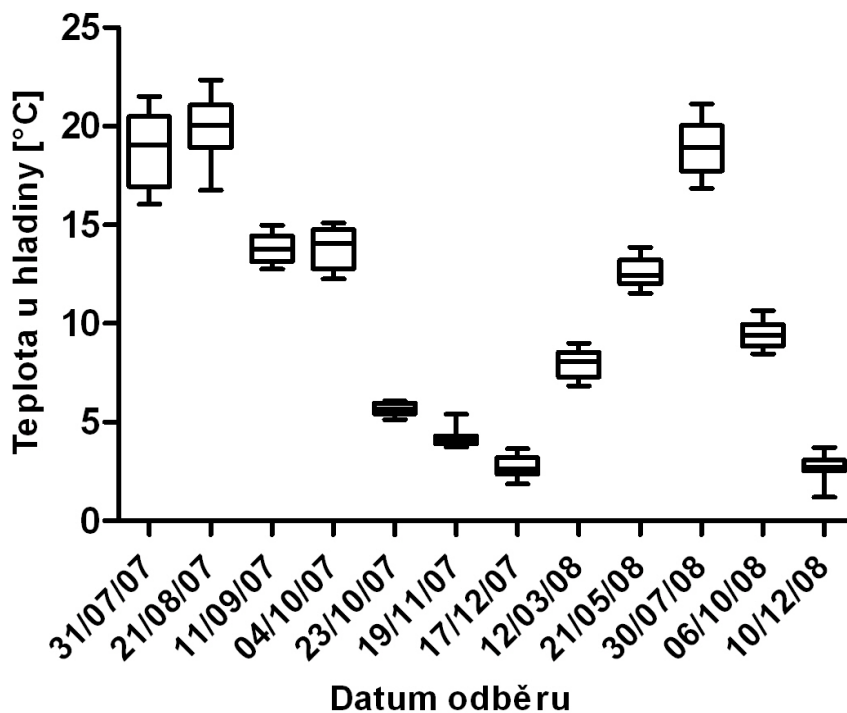




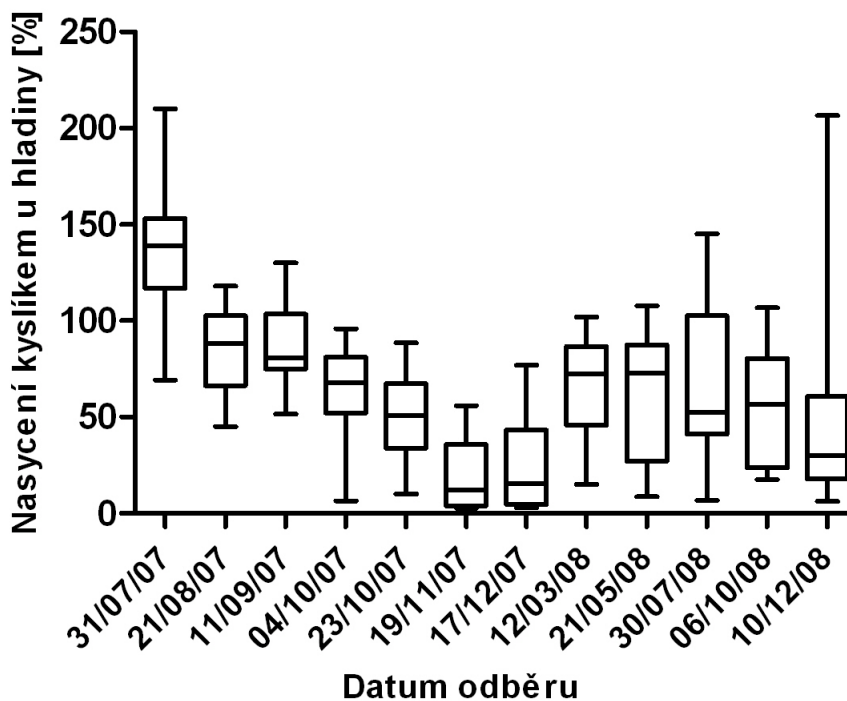
**Obrázek I – 2: Vzhled tůní v periodické podobě. 3. červenec 2007.**



**Obrázek I – 3: Přeměna tůní z periodické do permanentní podoby. Kvůli nepropustnosti dna instalována hydroizolační fólie (Hobyfol). Červenec 2007.**

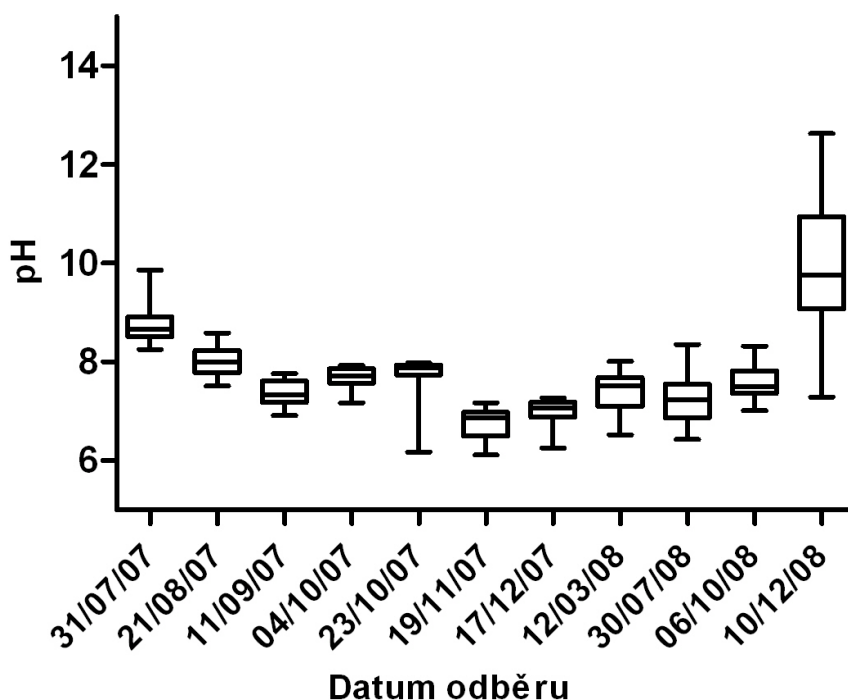


**Obrázek II – 1: Změny hodnot teploty u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).

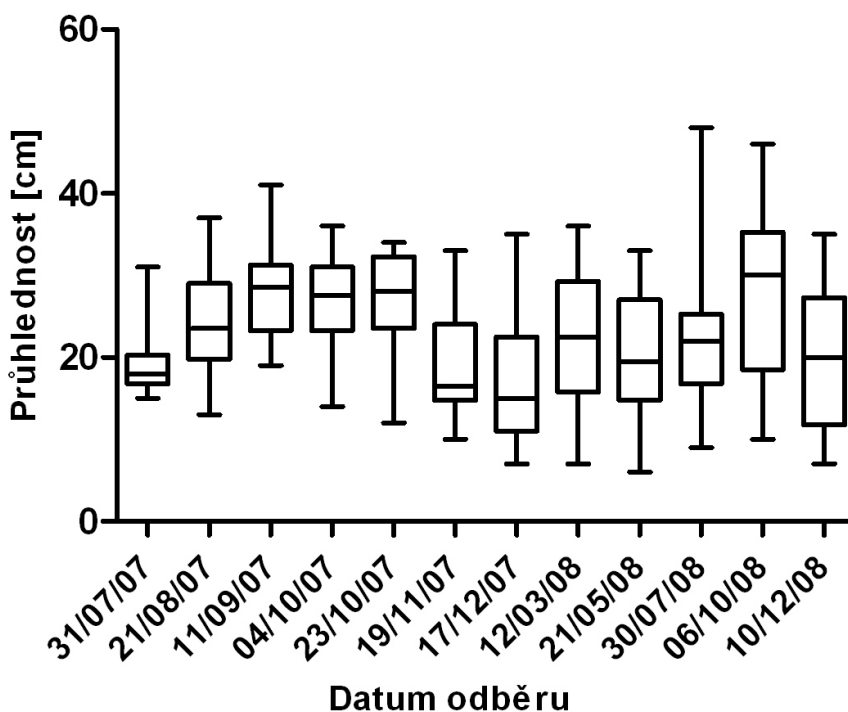


**Obrázek II – 2: Změny hodnot nasycení kyslíkem u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).

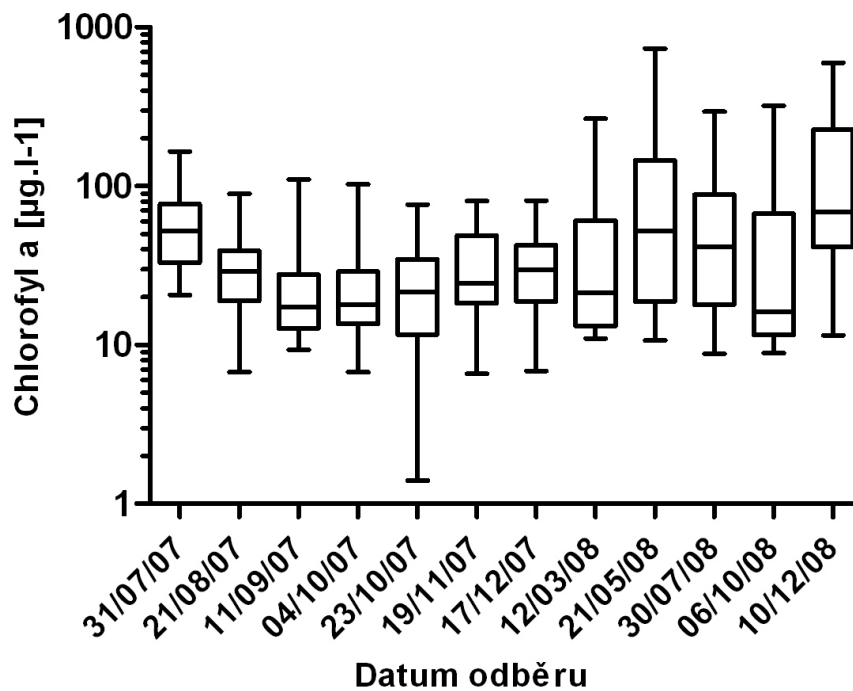




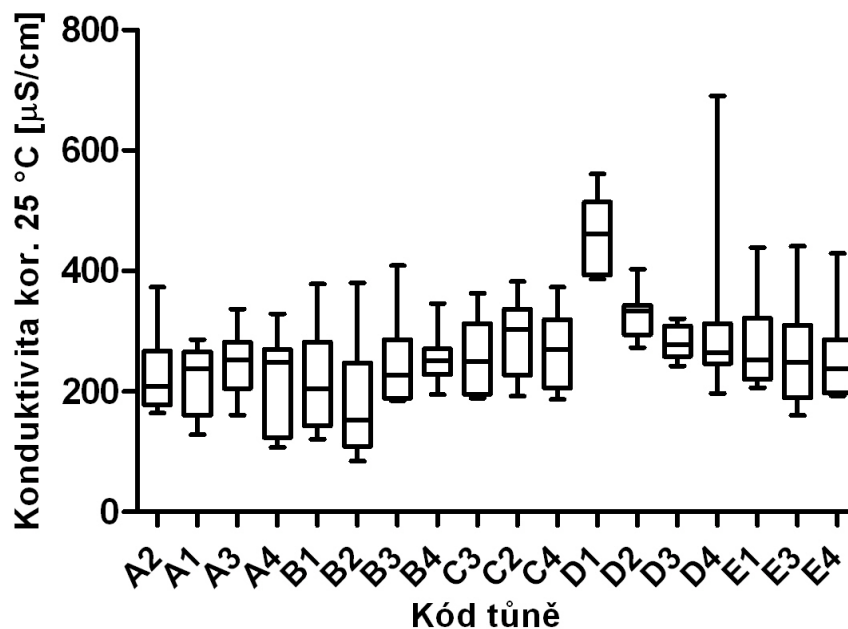
**Obrázek II – 3: Změny hodnot pH u hladiny v čase u tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ). Vysoké hodnoty v prosinci 2008 způsobeny intenzivní fotosyntéza pod čirým, 1 cm silným ledem.



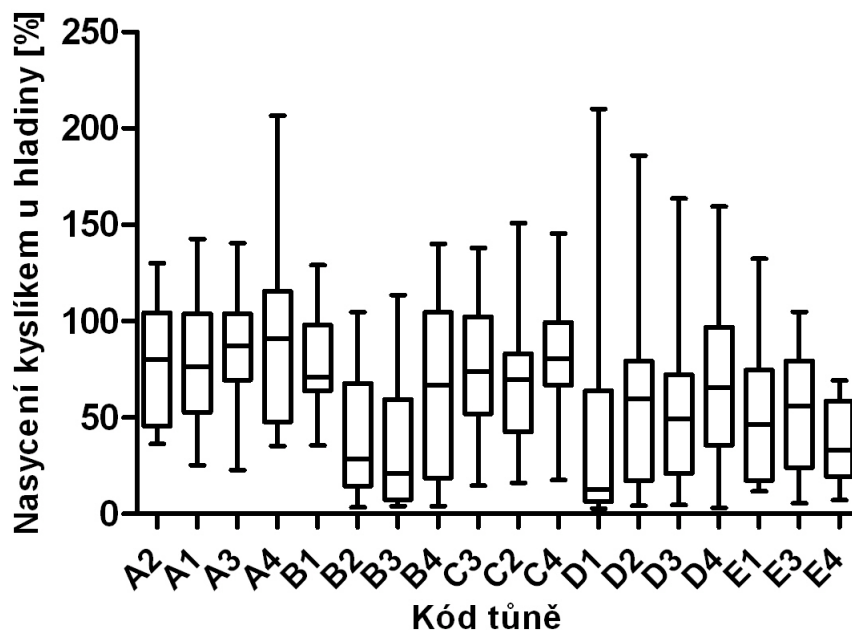
**Obrázek II – 4: Změny hodnot průhlednosti v čase u tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).



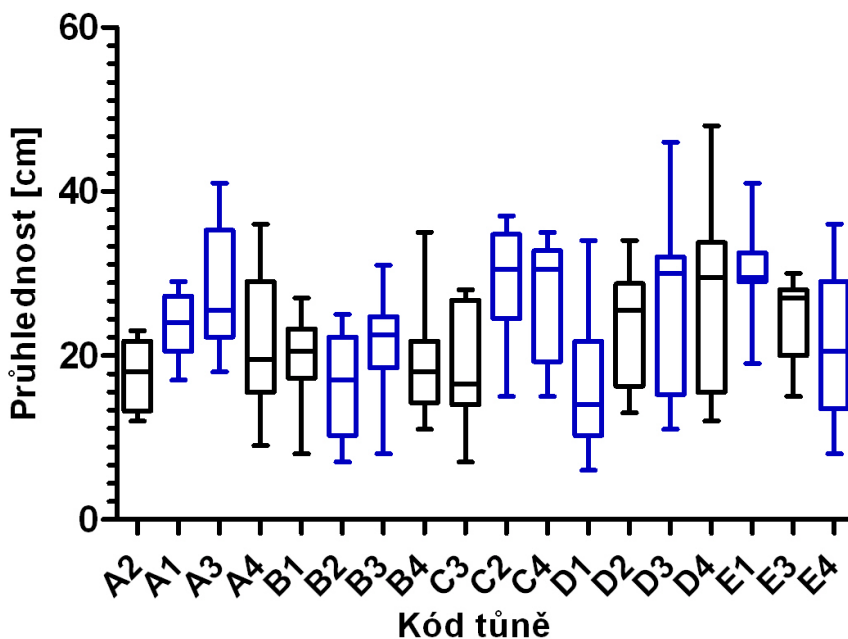
**Obrázek II – 5: Změny hodnot koncentrace chlorofylu *a* v čase u tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).



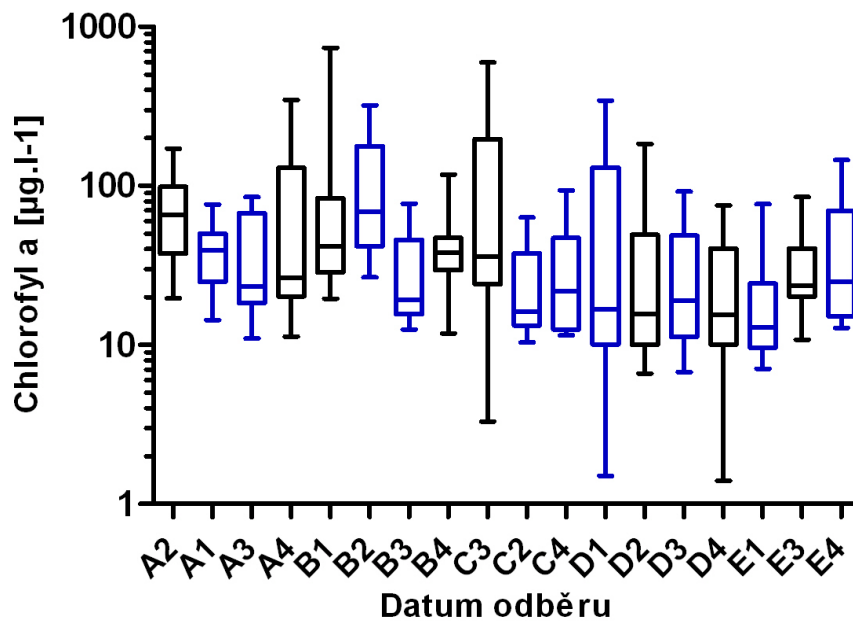
**Obrázek III – 1: Hodnoty konduktivity (korekce na 25 °C) u hladiny u jednotlivých tůní v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 12 odběrů. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).



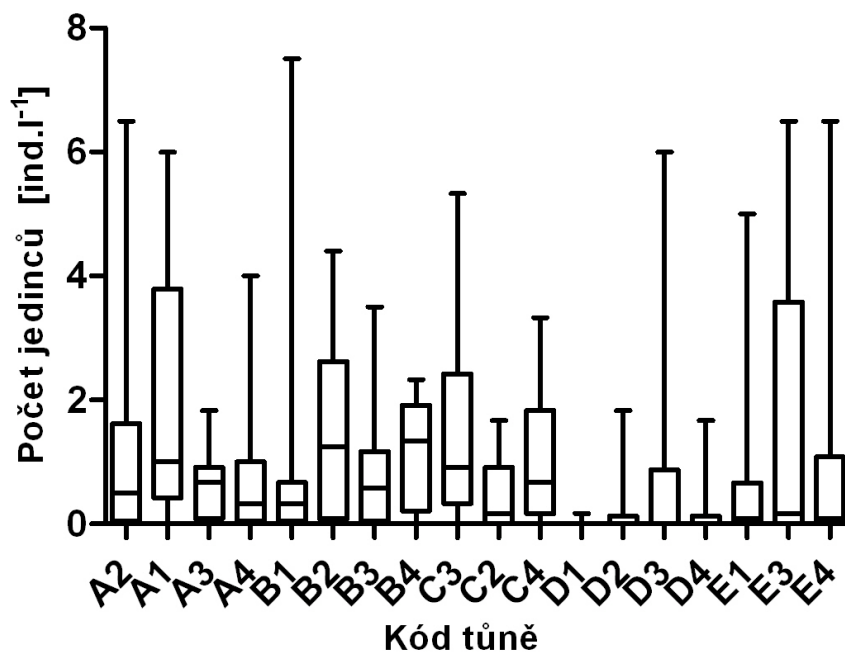
**Obrázek III – 2: Hodnoty nasycení kyslíkem u hladiny u jednotlivých tůň v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 12 odběrů. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).



**Obrázek III – 3: Hodnoty průhlednosti u jednotlivých tůň v permanentní podobě.** Modře jsou zvýrazněny tůň inokulované perloočkou *Daphnia curvirostris*. Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 12 odběrů. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).

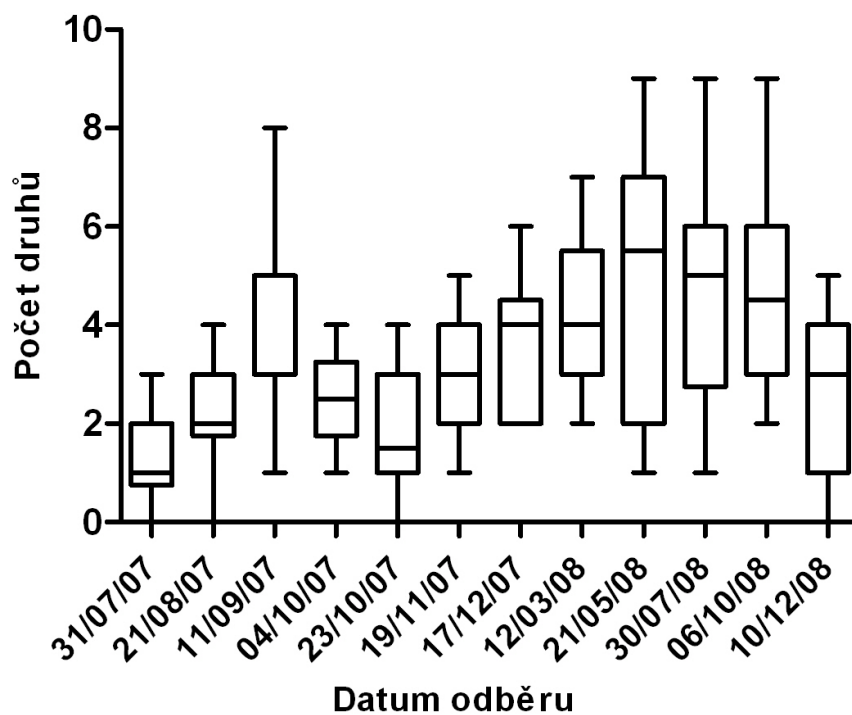


**Obrázek III – 4: Hodnoty koncentrace chlorofylu *a* u jednotlivých tůň v permanentní podobě.** Modře jsou zvýrazněny tůňe inokulované perloočkou *Daphnia curvirostris*. Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 12 odběrů. Analyzováno pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).

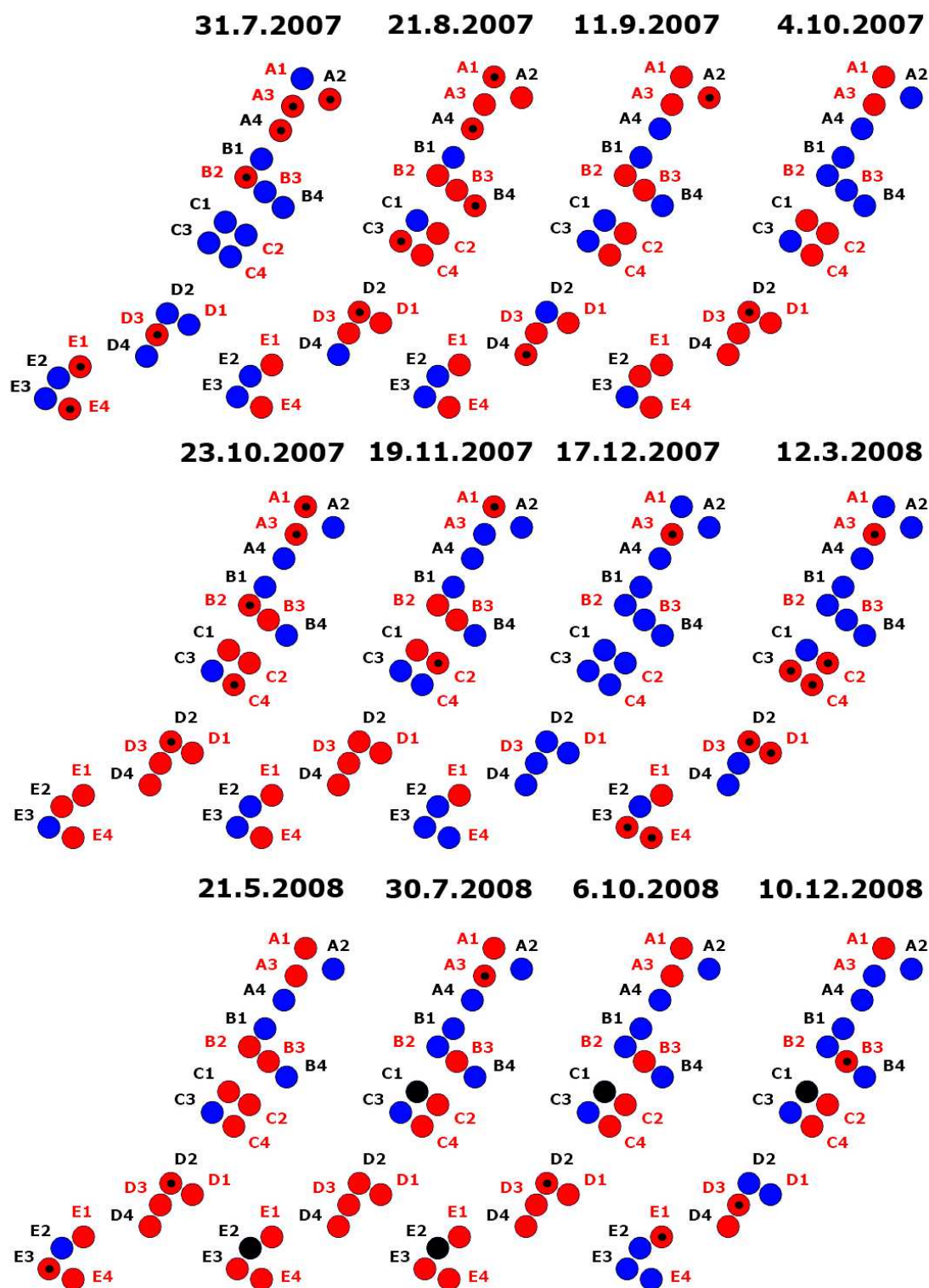


**Obrázek IV – 1: Počet koreter *Chaoborus crystallinus* u jednotlivých tůňích v permanentní podobě.** Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 12 odběrů. Hodnoty byly analyzovány pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).





**Obrázek IV – 2: Počet druhů vířníků v čase u tůní v permanentní podobě.** V grafu nejsou zahrnuti vířníci ze skupiny Bdelloidea. Box-ploty vyznačují medián, 25% a 75% percentil a maximální a minimální hodnotu. Jednotlivá měření odpovídají hodnotám z 18 tůní. Hodnoty byly analyzovány pomocí testu Kruskal-Wallis se signifikantním výsledkem ( $P < 0,0001$ ).



**Obrázek V – 1: Schéma kolonizace tůní perloočkou *Daphnia curvirostris*.** A1-E1 jsou kódy tůní. Červené kódy označují tůně, do kterých bylo 27.7.2007 inokulováno 100 ks adultních samic *Daphnia curvirostris*, černé kódy označují tůně, u kterých inokulace neproběhla. Červené kruhy představují tůně/vzorky, ve kterých byla v příslušném datu perloočka nalezena, modré kruhy představují tůně bez jejího nálezu. Černé kruhy představují zcela vyschlé tůně. Černé tečky v červených kruzích identifikují tůně, v nichž byly zjištěny abundance nižší než 1 ind·l<sup>-1</sup>. Z neinokulovaných tůní byly abundance o velikosti rovné nebo vyšší 1 ind·l<sup>-1</sup> zaznamenány pouze v případě tůní C1, D2, D4, E2 a E3. Schéma kopíruje reálné pozice tůní a jejich orientaci vzhledem ke světovým stranám.





**Obrázek VI – 1:** Tůň jsou využívány skupinami prasete divokého (*Sus scrofa*) k napájení. Tůň B1, 7. prosinec 2009.

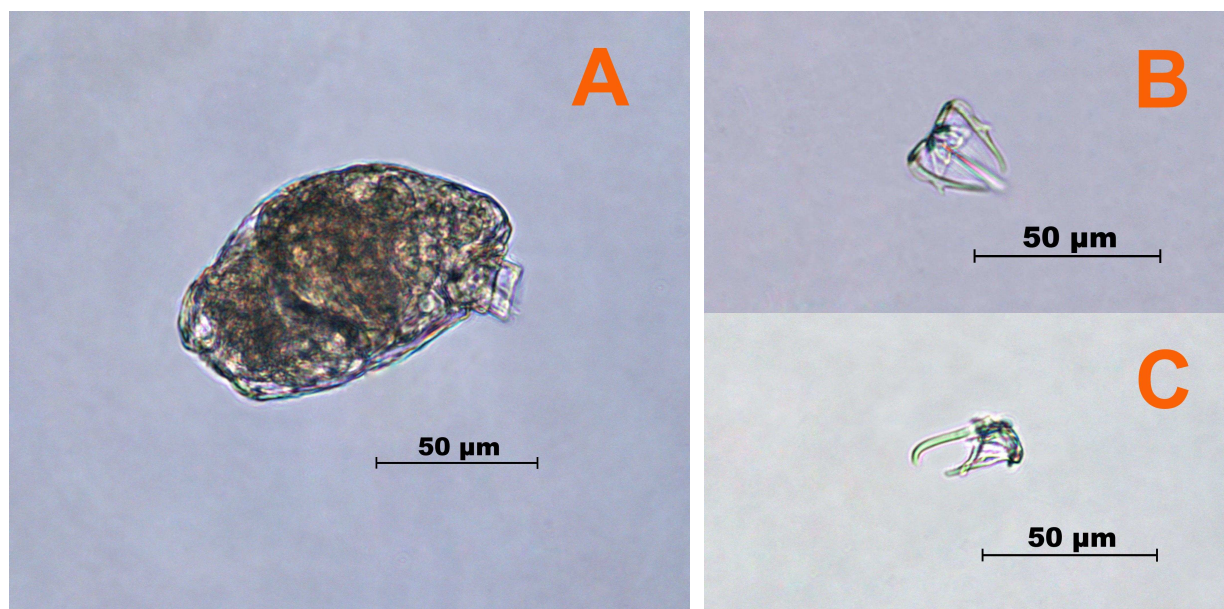


**Obrázek VI – 2:** Zimní odběry. Tůň A2, 7. leden 2009.



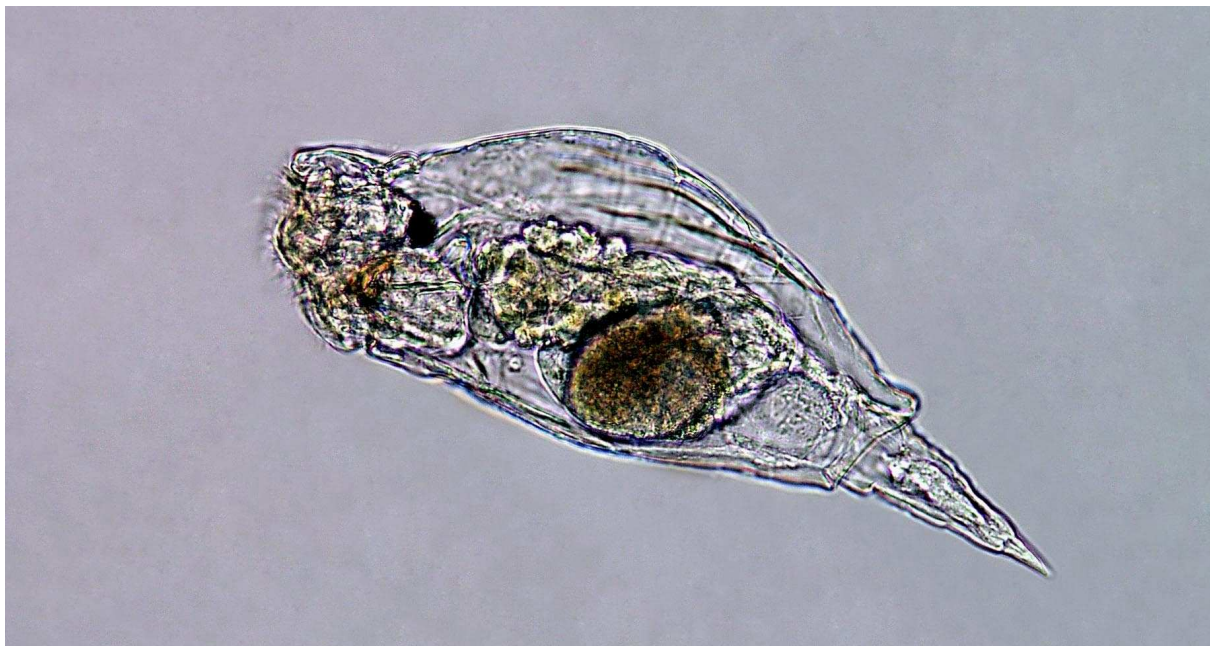


**Obrázek VII – 1:** *Lepadella ovalis* „2“. Vzácnější ze dvou nalezených forem vířníka *Lepadella ovalis*. Tento druh je tvarově velmi variabilní a někdy je též považován pouze za formu rovněž tvarově variabilního druhu *Lepadella patella* (Koste 1978).



**Obrázek VII – 2:** *Pleurotrocha petromyzon* (Ehrenberg, 1830). Determinace nejistá, založená pouze na morfologii kousacího ústrojí (trophi). A – jedinec fixovaný ve formaldehydu, B – kousací ústrojí z ventrálního pohledu, C – kousací ústrojí z laterálního pohledu.

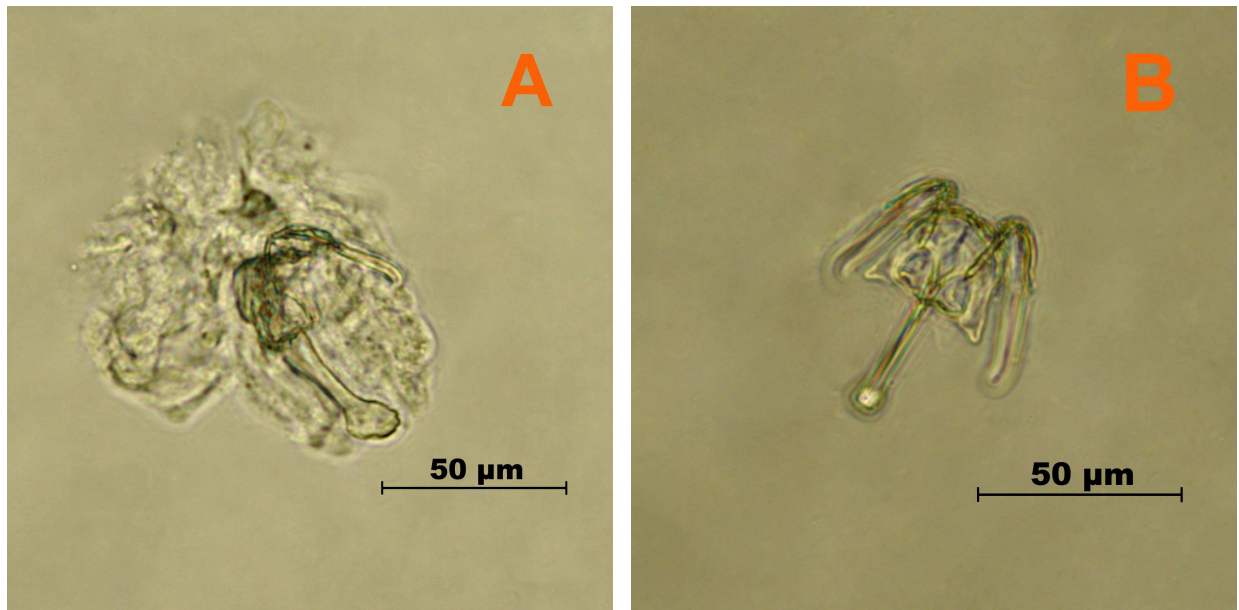




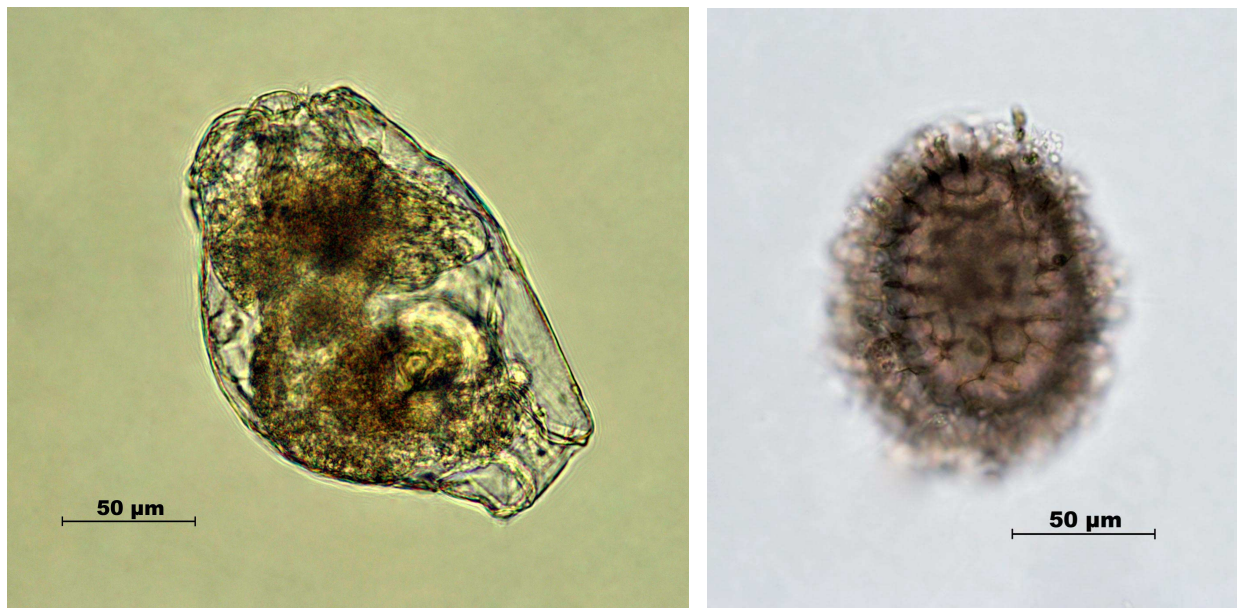
Obrázek VII – 3: *Reticula gelida* (Harring et Myers, 1922) – samice. Foto: Jan Fott a autor.



Obrázek VII – 4: *Reticula gelida* (Harring et Myers, 1922) – samec. Foto: Jan Fott a autor.



Obrázek VII - 5: *Resticula gelida* – kousací ústrojí. A – pohled laterální, B - pohled ventrální



Obrázek VII - 6: *Resticula gelida* – samice fixovaná ve formaldehydu.

Obrázek VII - 7: *Resticula gelida* - trvalé vajíčko. Na povrchu jsou patrná charakteristická žebra. Foto: Jan Fott.

**Tabulka I - 1: Srovnání druhové diverzity zooplanktonu ve sledovaných tůních a tůních v okolí do 3 km.** V kategorii „Periodické tůně“ a „Trvalé tůně“ je uveden počet daných taxonů nalezených ve všech tůních v jejich periodické či trvalé podobě. V kategorii „Trvalé tůně – průměr“ je uvedena průměrná hodnota počtu taxonů zjištěných v každé z 18 sledovaných tůních. „KOK37“, „KOK38“, „KOK39“, „KOK40“ a „KOK41“ jsou kódy pěti tůní nalézajících se v okruhu do 3 km od sledované lokality, jejichž zooplanktoni tvořili uvažovaný regionální species pool (Juračka a Šorf, nepublikováno). „Stáří“ je stáří tůně vztažené ke konci roku 2008, ze kterého, v případě že dané tůně ještě existovaly, pochází nejmladší uvažované záznamy o složení zooplanktonu. Symbol „?“ představuje neznámou hodnotu.

	Rok vytvoření	Stáří [rok]	Plocha [m <sup>2</sup> ]	Hloubka max. [m]	Cladocera [druh]	Copepoda [druh]	Ostracoda [druh]	Rotifera [taxon]
Periodické tůně	2006	0,5	7	0,55	1	1	-	12
Trvalé tůně	2007	1,5	7	0,65	5	3	1	28
Trvalé tůně - průměr	2007	1,5	7	0,6	1,5	0,6	0,7	13,3
KOK37	2003	5	6	0,3	3	3	?	14
KOK38	2002	6	75	1,2	8	7	?	24
KOK39	2001	7	60	0,5	5	5	?	25
KOK40	2004	4	2400	1,5	8	4	?	20
KOK41	2000	8	324	0,8	8	5	?	24



**Tabulka II – 1: Přehled taxonů v planktonu nalézáných koryšů (Crustacea) zjištěných ve sledovaných tůňích a v tůňích v okolí do 3 km.** PT – souhrn výskytů ve všech tůňích v periodické podobě (listopad 2006 – duben 2007), A1-E4 – souhrn výskytů u jednotlivých tůňích v trvalé podobě (červenec 2007 – prosinec 2008), TT - souhrn výskytů ve všech tůňích v trvalé podobě (červenec 2007 – prosinec 2008). 37-41 – výskyty koryšů v tůňích nalézajících se v okolí do 3 km od sledované lokality zjištěné v období květen 2005 – listopad 2008 P. J. Juračkou (nepublikováno) v rámci monitoringu diverzity zooplanktonu malých vodních ploch v CHKO Kokořínsko (37 – tůň KOK37, 38 – tůň KOK38, 39 – tůň KOK39, 40 – tůň KOK40, 41 – tůň KOK41). RS (regionální species pool) - souhrn výskytů v tůňích KOK37-KOK41. Taxony řazeny dle příslušnosti ke skupinám Cladocera, Cyclopoida (Copepoda) a Ostracoda. Celkový počet taxonů je udán bez započítání kopepoditových a naupliových larev buchanek. Skupina Ostracoda je vzhledem k nekompletnosti dat u tůňích KOK37-KOK41 vedena jako 1 taxon.

Taxon	PT	A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	C2	C3	C4	D1	D2	D3	D4	E1	E3	E4	TT	37	38	39	40	41	RS
<i>Bosmina longirostris</i>	×					×		×			×					×				×						
<i>Ceriodaphnia megops</i>																						×	×			×
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>																							×		×	×
<i>Daphnia curvirostris</i>		×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×					×
<i>Daphnia gr. longispina</i>				×		×	×														×			×	×	×
<i>Daphnia pulex</i>																					×	×		×	×	×
<i>Chydorus sphaericus</i>		×																			×	×	×	×	×	×
<i>Pleuroxus aduncus</i>																						×		×	×	×
<i>Pleuroxus denticulatus</i>																						×		×		×
<i>Pleuroxus truncatus</i>																								×		×
<i>Scapholeberis mucronata</i>														×	×			×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Simocephalus exspinosus</i>																						×			×	×
<i>Simocephalus vetulus</i>																						×	×	×	×	×
<i>Acanthocyclops vernalis</i>																									×	×
<i>Cyclops strenuus</i>	×				×																×	×	×	×	×	×
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>																								×	×	×
<i>Eucyclops serrulatus</i>			×										×					×		×		×	×	×	×	×
<i>Macrocyclops albidus</i>																						×	×	×		×
<i>Macrocyclops fuscus</i>																						×				×
<i>Megacyclops gigas</i>																					×	×	×	×	×	×
<i>Megacyclops viridis</i>																					×	×	×			×
<i>Mesocyclops leuckartii</i>									×	×		×			×	×	×			×		×				×
kopepodit	×		×						×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
nauplius	×	×	×			×	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Cyclocypris ovum</i>																					?	?	?	?	?	×
<i>Cypridopsis vidua</i>																					?	?	?	?	?	×
<i>Notodromas monacha</i>		×	×	×	×	×	×	×	×		×			×			×	×	×	×	?	?	?	?	?	×
<b>Celkový počet taxonů</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>16</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>22</b>



**Tabulka II – 2: Přehled taxonů vířníků (Rotifera) zjištěných ve sledovaných tůňích a v tůňích v okolí do 3 km.** PT – souhrn výskytů ve všech tůňích v periodické podobě (listopad 2006 – duben 2007), A1-E4 – souhrn výskytů u jednotlivých tůňích v trvalé podobě (červenec 2007 – prosinec 2008), TT - souhrn výskytů ve všech tůňích v trvalé podobě (červenec 2007 – prosinec 2008), 37-41 – výskyty vířníků v tůňích nalézajících se v okolí do 3 km od sledované lokality zjištěné v období květen 2005 – listopad 2008 M. Šorfem (nepublikováno) v rámci monitoringu diverzity zooplanktonu malých vodních ploch v CHKO Kokofínsko (37 – tůň KOK37, 38 – tůň KOK38, 39 – tůň KOK39, 40 – tůň KOK40, 41 – tůň KOK41), RS (regionální species pool) - souhrn výskytů v tůňích KOK37-KOK41. Vyjma řádu Bdelloidea jsou taxony řazeny dle příslušnosti k čeledím.

Poznámky: \* M. Šorf taxony uvádí jako přesně determinované, \*\* M. Šorf taxon uvádí jako *S. oblonga*

Taxon	PT	A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	C2	C3	C4	D1	D2	D3	D4	E1	E3	E4	TT	37	38	39	40	41	RS
<i>Bdelloidea</i>	×	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×				×	×		×	×	×	×	×	×	×
<i>Collotheca</i> sp.																								×		×
<i>Anuraeopsis fissa</i>									×					×				×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Brachionus angularis</i>		×	×		×	×	×	×	×	×	×	×						×	×	×	×					×
<i>Brachionus budapestinensis</i>		×	×	×	×	×														×						
<i>Brachionus calyciflorus</i>																									×	×
<i>Brachionus quadridentatus</i>					×				×			×								×	×					×
<i>Brachionus urceolaris</i>	×																			×					×	×
<i>Brachionus variabilis</i>	×																									
<i>Notholca squamula</i>	×		×			×	×													×		×	×			×
<i>Keratella cochlearis</i>	×			×		×	×	×				×			×			×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Keratella quadrata</i>	×				×	×	×			×	×		×	×				×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Keratella testudo</i>	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Platyas quadricornis</i>																							×			×
<i>Colurella uncinata</i>			×						×								×	×	×	×		×	×		×	×
<i>Lepadella acuminata</i>																									×	×
<i>Lepadella ovalis</i>		×	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×				×	×	×	×		×	×	×	×
<i>Lepadella ovalis</i> „2“		×			×															×						×
<i>Lepadella patella</i>	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Squatinella rostrum</i>																							×			×
<i>Epiphanes senta</i>	×																	×		×		×				×
<i>Euchlanis deflexa</i>																						×				×
<i>Euchlanis dilatata</i>																						×	×	×		×
<i>Euchlanis triquetra</i>																								×		×

